

**Untersuchungen zur Pheromonbiologie
bei Monarchfaltern (Danaidae)**

Michael Boppré

1979

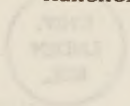


Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41551912_0036

Untersuchungen zur
Pheromonbiologie bei Monarchfaltern (Danaidae)

Dissertation
der Fakultät für Biologie
der Ludwig-Maximilians-Universität
München



vorgelegt von
Michael Boppré
aus
Offenbach/Main

Februar 1979



1. Berichterstatter: Prof. Dr. D. Schneider
 2. Berichterstatter: Prof. Dr. M. Renner
- Tag der mündlichen Prüfung: 28. März 1979

1. <u>ALLGEMEINE EINLEITUNG UND PROBLEMSTELLUNG</u>	1
2. <u>MATERIAL UND METHODEN</u>	5
2.1. <u>Material</u>	5
2.2. <u>Methoden</u>	5
2.2.1. Zucht	5
2.2.2. Markierung der Falter	5
2.2.3. Haltung der Falter	7
2.2.4. Morphologie	7
2.2.5. Fütterung mit Pyrrolizidin-Alkaloiden (PA)	8
2.2.6. Verhalten	8
2.2.7. Ausschaltversuche zu Kontakten zwischen abdomi- nalen und alaren Duftorganen	8
2.2.8. Chemie	9
3. <u>ERGEBNISSE</u>	10
3.1. <u>Bau und Feinstruktur der männlichen Duftorgane bei</u> <u>Danainae: Amauris ochlea, Danaus chrysippus und</u> <u>D. petiverana als charakteristische Beispiele</u>	10
3.1.1. Einleitung	10
3.1.2. Ergebnisse	15
3.1.2.1. <u>Amauris ochlea</u>	15
A) Flügelflecken	15
B) Duftpinsel	20
3.1.2.2. <u>Danaus chrysippus</u>	28
A) Flügeltaschen	28
B) Duftpinsel	31
3.1.2.2. <u>Danaus petiverana</u>	33
A) Flügeltaschen	33
B) Duftpinsel	35
3.1.3. Diskussion mit Bemerkungen zum erweiterten Arten- vergleich	38
3.2. <u>Pyrrolizidin-Alkaloide: Vorstufen für die Biosyn- these der Pheromonkomponente Danaidon bei Danaus</u> <u>und Amauris</u>	50
3.2.1. Einleitung	50
3.2.2. Ergebnisse	52
3.2.3. Diskussion	56

3.3.	<u>Kontakte zwischen abdominalen und alaren Duftorganen: eine weitere Voraussetzung für die Danaidon-Biosynthese bei <u>Danaus chrysippus</u> Männchen</u>	58
3.3.1.	Einleitung	58
3.3.2.	Ergebnisse	59
3.3.2.1.	Verhalten	59
3.3.2.2.	Chemie	59
3.3.3.	Diskussion	63
3.4.	<u>Vergleichende chemische Analysen der Duftstoff-Bouquets bei <u>Danaus</u> und <u>Amauris</u></u>	70
3.4.1.	Einleitung	70
3.4.2.	Ergebnisse und Diskussion	70
3.5.	<u>Orientierende Untersuchungen an <u>Euploea core</u> <u>amymone</u></u>	73
3.5.1.	Einleitung	73
3.5.2.	Ergebnisse und Diskussion	73
3.5.2.1.	Morphologie der Androconien	73
3.5.2.2.	Verhalten	78
3.5.2.3.	Chemie der Pinselduftstoffe	83
3.6.	<u>Speicherung von Pyrrolizidin-Alkaloiden (PA) durch Danaiden</u>	87
4.	<u>CHEMISCHE KOMMUNIKATION, BEZIEHUNGEN ZU PFLANZEN UND MIMIKRY IN DER EVOLUTION DER DANAIDEN</u>	91
4.1.	Einleitung	91
4.2.	Danaiden und Cardenolid-enthaltende Pflanzen	91
4.3.	Beziehungen anderer Lepidopteren zu PA-enthaltenden Pflanzen	94
4.4.	Gemeinsamer Ursprung von PA- und Cardenolid-enthaltenden Pflanzen?	95

4.5. Hypothese zum Ursprung des männlichen Pheromonsystems und der Beziehungen zu Pflanzen	100
4.6. Diskussion	102
<u>5. ZUSAMMENFASSUNG</u>	108
<u>6. LITERATURVERZEICHNIS</u>	111
<u>7. LISTE EIGENER VERÖFFENTLICHUNGEN</u> (= Liste der Anlagen)	120

1. ALLGEMEINE EINLEITUNG UND PROBLEMSTELLUNG

Über das Zusammenfinden der Geschlechter und die Balz bei Schmetterlingen gibt es zahlreiche, meist kurze und oft nur anekdotische Beschreibungen (CARPENTER, 1935; TEMPLE, 1953; SCOTT, 1973; s. auch SILBERGLIED, 1977)¹⁾, aber nur wenige ausführliche Analysen des Gesamtverhaltens und der beteiligten Mechanismen. Nach den bisherigen Kenntnissen scheinen die Lepidopteren zwei grundsätzliche Strategien der Geschlechterfindung entwickelt zu haben, die in der Regel mit der Nacht- bzw. Tagaktivität der Falter korreliert sind, sich also mit der früheren Einteilung in Nachtfalter (Heterocera) und Tagfalter (Rhopalocera) weitgehend decken.

Bei Nachtfaltern geben die paarungsbereiten Weibchen Sexuallockstoffe ab, die bei den Männchen einen Flug zur Duftquelle und Balzverhalten auslösen. Diese Pheromone²⁾ wirken bereits auf größere Entfernung und besitzen eine weitgehende Artspezifität (JACOBSON, 1972; KARLSON & SCHNEIDER, 1973; SHOREY, 1973, 1976; PRIESNER, 1973; BIRCH, 1974).

Demgegenüber gibt es nur bei sehr wenigen Tagfalter-Arten Hinweise auf weibliche Pheromone (MAGNUS, 1963; TREUSCH, 1967; BORCH & SCHMID, 1973); gewöhnlich suchen und finden die Männchen die Weibchen mit Hilfe des optischen Sinnes (MYERS, 1972; SCOTT, 1973). Da die optischen Auslöser der Weibchen in der Regel relativ unspezifisch sind, den Männchen auch keine Fernerkennung erlauben und zudem das optische Signal - zumindest auf Distanz - der Information über die Paarungsbereitschaft des Weibchens entbehrt, scheinen die

¹⁾ In diesem Kapitel werden nur solche Publikationen erwähnt, die eine Übersicht geben und/oder weiterführende Literaturangaben enthalten und auf die in den folgenden Kapiteln nicht näher eingegangen wird.

²⁾ Unter dem Begriff "Pheromon" wird hier auch die Summe der von einem Drüsenorgan nach außen abgesonderten und der innerartlichen Kommunikation dienenden Substanzen verstanden. Diese Präzisierung der von KARLSON & LÜSCHER (1959) gegebenen Definition ist angebracht, da sich in letzter Zeit zeigte, daß bei den meisten Arten das Duftsignal aus mehreren Komponenten besteht (s.z.B. SILVERSTEIN & YOUNG, 1976).

Mechanismen der Partnerfindung bei Heterocerern wesentlich 'effektiver' als bei Rhopaloceren entwickelt zu sein. Allerdings finden sich bei Tagfaltern oft besondere Verhaltensweisen, die das Zusammentreffen potentieller Geschlechtspartner fördern, wie z.B. das Aggregieren auf Berggipfeln, Revierverhalten u. a. (SCOTT, 1968, 1974; SHIELDS, 1968).

Seit der ersten Darstellung einer Pheromonkomponente durch Adolf BUTENANDT und seine Mitarbeiter im Jahre 1959 nahm das Interesse an sexuellen Kommunikationsmechanismen der Lepidopteren ständig zu. Es fanden jedoch fast ausschließlich die Sexuallockstoffe weiblicher Nachtfalter Beachtung, denn hier deutete sich frühzeitig eine Möglichkeit zur praktischen Anwendung, nämlich zur biologischen Kontrolle schädlicher Arten an. So gibt es sowohl zahlreiche Untersuchungen zur Chemie weiblicher Sexuallockstoffe als auch über die Wirksamkeit dieser Substanzen für die Männchen in Labor- und Freilandtests; über die eigentlichen Kommunikationsprozesse zwischen Individuen einer Art und über Isolationsfaktoren zwischen sympatrischen Arten ist jedoch vergleichsweise wenig bekannt. Auch sind Aspekte wie die Biosynthese der Pheromone, die Orientierungsmechanismen der Männchen, die Bedeutung von Signalen anderer Modalität und das Verhalten beider Geschlechter im Nahbereich ungenügend bearbeitet (z.B. SCHNEIDER, 1979).

Während bei Nachtfaltern die meisten Kenntnisse in Zusammenhang mit den weiblichen Lockstoffen vorliegen, wurde bei Tagfaltern fast ausschließlich das optische Sich-Finden der Geschlechter untersucht (TINBERGEN et al., 1942; MAGNUS, 1950, 1958; CRANE, 1955; STRIDE, 1957; MYERS, 1972; PLISKE, 1975a; RUTOWSKY, 1977a; SILBERGLIED & TAYLOR, 1978). Die Rolle chemischer Signale der Männchen wurden weitgehend vernachlässigt (s. aber TAYLOR, 1973; LUNDGREN & BERGSTRÖM, 1975; RUTOWSKY, 1977b), obwohl die weite Verbreitung männlicher Duftorgane (Androconien) bei Tag- (und auch bei Nacht-) Faltern eine große Bedeutung von Gerüchen bei sexuellen Kommunikationsprozessen erwarten läßt.

Eine der ersten experimentellen Untersuchungen, in denen die Notwendigkeit einer chemischen Stimulation des Weibchens durch das Männ-

chen für eine erfolgreiche Balz nachgewiesen wurde, erfolgte an Danaus gilippus (BROWER et al., 1965), einem Vertreter der tropischen Monarchfalter (Danaidae). Diese Arbeit regte zum weiteren Studium der Danaiden an.

Gerade bei der Tagfalter-Familie Danaidae scheinen Männchen-Pheromone eine besondere Rolle zu spielen. Hierfür spricht zum einen das Auftreten von sehr auffälligen und ausgeprägten männlichen Duftorganen bei allen Arten der Familie, zum anderen, daß die meisten Danaiden in Mimikry-Ringe einbezogen sind, was die potentielle Schwierigkeit der Arterkennung aufgrund optischer Signale in sich birgt. Ferner zeigte sich, daß zwischen Danaiden und Pflanzen nicht nur im Zusammenhang mit der Ungenießbarkeit der Falter (und damit der Mimikry), sondern auch im Zusammenhang mit der chemischen Kommunikation enge Beziehungen bestehen: Die Biosynthese einer - vielen Danaiden gemeinsamen - Pheromonkomponente ist von der Aufnahme sekundärer Pflanzenstoffe durch die Imagines abhängig.

Die vorliegende Arbeit soll einen Beitrag zum Gesamtverständnis der Pheromonbiologie bei Danaiden liefern, indem sie verschiedene am Kommunikationssystem beteiligte Faktoren durch detaillierte Beschreibung und gezielte Experimente erfasst und Zusammenhänge zwischen den verschiedenen Phänomenen zu klären versucht. So wird besonders berichtet über

- die Morphologie der Duftorgane auf den Flügeln und am Abdomen im Hinblick auf ihre Funktionen,
- die Chemie der Pheromone, insbesondere die Abhängigkeit der Biosynthese von Dihydropyrrölizinen von sekundären Pflanzenstoffen und von Kontakten zwischen abdominalen und alaren Duftorganen,
- Verhaltensweisen, die mit dem Gebrauch der Duftpinsel in Beziehung stehen.

Ferner wird auf Fragen der Phylogenie des Pheromonsystems der Danaiden und der Beziehungen zu Pflanzen im Zusammenhang mit der Mimikry eingegangen.

Mit diesen Untersuchungen, die vergleichend bei mehreren Arten durchgeführt werden, sollen Voraussetzungen für weitere experimentelle Labor- und Freilandstudien geschaffen werden, deren Ziel darin liegt,

die bei der sexuellen Kommunikation der Danaiden beteiligte Faktoren, ihre Verschränkung und ihre phylogenetische Entwicklung zu verstehen.

Die vorliegende Arbeit ist ein Teil eines von Herrn Prof. Dr. D. SCHNEIDER geleiteten Forschungsprojektes, in dessen Rahmen wir mit Chemikern und Biologen anderer Institute zusammenarbeiten.

Ich berichte hier im wesentlichen über selbständig durchgeführte Arbeiten, gehe aber auch auf Studien ein, die in Zusammenarbeit mit anderen Untersuchern durchgeführt werden, da diese Ergebnisse für das Verständnis der Zusammenhänge erforderlich sind.

Schließlich muß darauf hingewiesen werden, daß viele der in der vorliegenden Arbeit vorhandenen Lücken nicht nur deshalb auftreten, weil die entsprechenden Untersuchungen den Rahmen der Dissertation gesprengt hätten. Vielmehr zwang mehrfach der Mangel an Tiermaterial zur zeitweisen Unterbrechung oder sogar Aufgabe einer Untersuchung. - Danaiden kommen ausschließlich in den Tropen und Subtropen vor; diese Arbeit ist deswegen zum einen von der schwierigen Beschaffung von Freilandfaltern, zum anderen aber besonders auch von dem Erfolg der Zucht der Falter als auch der tropischen Futterpflanzen abhängig.

Danksagung

Herrn Prof. Dr. D. SCHNEIDER, der diese Untersuchung anregte und mir einen Arbeitsplatz zur Verfügung stellte, danke ich sehr für sein besonderes Interesse am Verlauf dieser Arbeit. Mein besonderer Dank gilt auch Frau C. ADRIAN und Frau H. MAYR für ihre technische Hilfe, speziell bei der Zucht der Pflanzen und Schmetterlinge. Herr Dr. W. SCHÄFER beriet mich bei den chemischen Untersuchungen, Herr K. FECHER führte mich in die Techniken der Rasterelektronenmikroskopie ein, Frau B. MÜLLER half bei den Präparationen für die Lichtmikroskopie, das British Museum, London, stellte mir Sammlungsmaterial für REM-Untersuchungen zur Verfügung, Frau J. JOHNSTON sowie die Herren Dr. R.A. STEINBRECHT und Dr. P. LUONIBOS sandten mir lebende Falter aus Hong Kong bzw. aus Ost-Afrika. Ihnen allen, aber auch vielen Kollegen in Seewiesen, besonders Frau U. KLEIN und Herr Dr. T. WEBER, sowie Mr. R.I. VANE-WRIGHT, London, gilt mein aufrichtiger Dank für ihre Unterstützung bzw. für wertvolle Diskussionen.

2. MATERIAL UND METHODEN

2.1. Material

Als Versuchstiere dienten sowohl im Freiland gefangene als auch in Seewiesen nachgezüchtete Falter.

Die Freilandtiere stammten aus Kenia/Ostafrika und aus Hong Kong. Nach dem Fang erhielten sie Zucker-/Honigwasser, wurden dann einzeln in Pergaminttüten mit angefeuchteter Watte verpackt und per Luftpost oder Luftfracht verschickt. Im Freiland gefangene Weibchen waren in der Regel besamt und legten Eier ab. Weiteres Zucht- und Untersuchungsmaterial erhielt ich durch Paarungen von Freiland- bzw. Nachzuchttieren im Gewächshaus. Nur bei Amauris niavius gelangen fruchtbare Handpaarungen.

Tabelle 1 stellt die gezüchteten Arten und die verwendeten Eiablage- bzw. Raupenfutter-Pflanzen zusammen.

Lichtmikroskopische Untersuchungen wurden ausschließlich an gezüchteten Faltern durchgeführt, für die Raster-Elektronenmikroskopie verwendete ich auch Material aus der eigenen Sammlung sowie Falter aus den Sammlungen des British Museum (Natural History), London.

2.2. Methoden

2.2.1. Zucht

Besamte Weibchen wurden zur Eiablage in Perlengaze-Käfigen (42 x 42 x 42 cm) gehalten, wo sie an den entsprechenden Pflanzen (s. Tabelle 1) Eier legten. Nur die Weibchen von Euploea core amymone legten nur dann, wenn sie im Gewächshaus frei fliegen konnten.

In der Regel wurden die Eier an den Pflanzen belassen, wo sich auch die Raupen entwickelten. Puppen wurden von ihrer Unterlage abgelöst und zur weiteren Entwicklung in Käfigen aufgehängt.

Nach Auftreten von Infektionen wurden die Eier entweder von der Pflanze abgelöst und desinfiziert oder mit der Unterlage desinfiziert, die Raupen einzeln in Petrischalen gehalten und mit abgeschnittenen Blättern gefüttert.

Auf die Darstellung von Details der Infektionsvorbeuge- bzw. Desinfektionsmaßnahmen, der Pflanzenzucht und von Beobachtungen zur Entwicklung der gezüchteten Danaiden-Arten wird verzichtet, da sie in dem hier behandelten Zusammenhang nebensächlich sind.

2.2.2. Markierung der Falter

Wenn die Flügel nach dem Schlüpfen der Falter erhärtet waren, wurden alle Tiere mit verschiedenfarbigen nummerierten Selbstklebe-Etiketten ("AVERY Markierungspunkte", 8 mm) versehen. Da die Etiketten auf den Schuppen nicht kleben, wurde mit einem Korkbohrer ein Loch in

Tabelle 1: Eiablage- und Raupenfutterpflanzen der gezüchteten Danaiden-Arten

	Eiablagepflanzen	Raupenfutterpflanzen
<u>Danaus</u> <u>chrysippus</u>	<u>Asclepias</u> <u>curassavica</u> <u>Gomphocarpus</u> <u>physocarpus</u>	<u>Asclepias</u> <u>curassavica</u> <u>Gomphocarpus</u> <u>physocarpus</u> <u>Asclepias</u> <u>syrriaca</u> <u>Calotropis spec.</u>
<u>Danaus</u> <u>petiverana</u>	<u>Marsdenia</u> <u>rubicunda</u>	<u>Marsdenia</u> <u>rubicunda</u>
<u>Amauris</u> <u>albimaculata</u>	<u>Cynanchum</u> <u>vincetoxicum</u>	<u>Cynanchum</u> <u>vincetoxicum</u>
<u>Amauris</u> <u>ochela</u>	<u>Cynanchum</u> <u>vincetoxicum</u>	<u>Cynanchum</u> <u>vincetoxicum</u> <u>C. nigrum</u> <u>C. medium</u>
<u>Amauris</u> <u>niavius</u>	<u>Cynanchum</u> <u>vincetoxicum</u>	<u>Cynanchum</u> <u>vincetoxicum</u> <u>C. nigrum</u> <u>C. medium</u> Endiviensalat
<u>Euploea</u> <u>core</u> <u>amymone</u>	<u>Nerium</u> <u>oleander</u> <u>Gomphocarpus</u> <u>physocarpus</u> <u>Asclepias</u> <u>curassavica</u>	<u>Nerium</u> <u>oleander</u> <u>Gomphocarpus</u> <u>physocarpus</u> <u>Asclepias</u> <u>curassavica</u> Endiviensalat

die Zelle eines Vorderflügels gestanzt und dann auf der Flügelober- und -unterseite je eine Etikette so angebracht, daß sie durch das Loch aneinander hafteten. So war es möglich, die Falter auch dann individuell zu erkennen, wenn sie mit zusammengeklappten Flügeln in Ruhestellung saßen. Die Etiketten behinderten die Tiere offensichtlich nicht; sie führten damit auch stets erfolgreiche Balzflüge durch.

2.2.3 Haltung der Falter

Die Falter flogen entweder frei im Gewächshaus (Grundfläche 5 x 8 m; Seitenhöhe 1,5 m; Gesamthöhe 3 m) und saugten an Blüten verschiedener Pflanzen (besonders Hoya carnosa, Asclepias curassavica) oder an mit Honigwasser getränkten Schaumstoff- oder Zellstoffstücken, oder sie wurden in Gaze Käfigen (42 x 42 x 42 cm) gehalten und mit Honigwasser gefüttert.

Die Temperatur und die Lichtintensität im Gewächshaus waren von den Außenbedingungen abhängig und wurden nur begrenzt beeinflusst (Temperaturminimum: tagsüber 25°C, nachts 20°C; Zusatzbeleuchtung mit 10 x 2 1,20 m langen Leuchtstoffröhren (OSRAM L bzw. OSRAM FLUORA) à 60 Watt; L : D wie 12 : 12 Stunden). Die relative Luftfeuchtigkeit schwankte zwischen 70 und 95%.

2.2.4. Morphologie

Die Expansion der abdominalen Duftpinsel wurde für die makroskopische Beobachtung durch Injektion von Wasser in die Abdomen frisch getöteter Männchen simuliert.

Mit Hilfe der Raster-Elektronenmikroskopie (REM) wurden die strukturellen Charakteristika alarer und abdominaler Duftorgane artenvergleichend sowohl an frisch-toten Faltern als auch an Sammlungsmaterial¹⁾ untersucht.

Die Organe wurden präpariert und mit "UHU hart", Leitsilber oder Leit-C nach GÜCKE auf Aluminiumhalter geklebt. Nach dem Trocknen bei Raumtemperatur wurden diese Präparate für 24 - 72 Stunden einer gesättigten Osmiumtetroxid-Atmosphäre ausgesetzt und anschließend mit einem reduzierten Entladungsstrom (ca. 1 mA) für 8 - 12 Minuten durch Goldkathoden-Zerstäubung kontrastiert (LEITZ Kontrastiereinrichtung Nr. 563302). Die mikroskopische Untersuchung erfolgte mit einem CAMBRIDGE Stereoscan II A bzw. einem ZEISS Novascan 30 bei 20 (15) kV (in Ausnahmefällen 2 kV). Fotos wurden mit einer LINHOF Kamera im Format 5,6 x 5,6 bzw. 5,6 x 7,2 cm auf ILFORD FP 4 Film aufgenommen.

¹⁾ Siehe auch: BOPPRÉ, M. & K. FECHER: Structural complexity of scent organs of male danaid butterflies. In: Scanning Electron Microscopy 1977, Vol. 2, pp. 639 - 644 + 630, IIT Res. Institute Chicago, 1977. (Anlage 4)

Der zelluläre Aufbau der Flügelflecken von A. ochlea und E. core amymone wurde mit Hilfe der Lichtmikroskopie (LM) studiert. Hierzu wurden die Organe frisch-toter 7 - 11 Tage alter Männchen auf zweierlei Weise behandelt:

a) Fixierung über 1,5 Std. in 2%igem Osmiumtetroxid (ZETTERQUIST - Puffer); stufenweise Entwässerung in Äthanol; Einbettung über Propylenoxid in Epon 812. Von diesen Präparaten wurden mit einem REICHERT OmU II Mikrotom 0,5 µm dünne Schnitte angefertigt, mit 1% Toluidin-Blau in 1% Borax gefärbt, in Äthanol entwässert und in Caedax eingebettet.

b) Fixierung über 48 Std. in Bouin; stufenweise Entwässerung in Äthanol; Einbettung über Methyl-Benzoeat in Paraplast. Von diesen Präparaten wurden 10 µm dünne Schnitte angefertigt, in Hämatoxylin (nach HARRIS; s. ROMEIS, 1948) gefärbt und in Caedax eingebettet.

2.2.5. Fütterung mit Pyrrolizidin-Alkaloiden (PA)

Mit Ausnahme einiger Kontrollgruppen hatten die Falter Zugang zu Pyrrolizidin-Alkaloiden, welche ihnen meist in Form von getrocknetem Pflanzenmaterial von Heliotropium steudneri (Boraginaceae) angeboten wurde. Euploea core amymone sowie zur Nachzucht verwendete Falter der Amauris- und Danaus-Arten hatten zeitweise zusätzlich Zugang zu blühendem Heliotropium sowie zu blühenden und zu getrockneten Pflanzen von Crotalaria retusa (Leguminosae) und Senecio vulgaris (Asteraceae).

Zeitweise hatten die Falter auch Zugang zu Rohextrakten von Heliotropium steudneri. Solche Extrakte gewann ich durch Soxhlet-Extraktion von 10g-Portionen getrockneten und fein gemahlten Pflanzenmaterials (Stengel, Blätter) in 100 ml Methanol über 24 Stunden. Jeweils 20 ml dieser Lösungen wurden in Plastik-Petrischalen gefüllt; nach dem Verdunsten des Methanols bei Zimmertemperatur blieb eine braune Substanz mit honigähnlicher Konsistenz zurück, an der die Falter wie an Pflanzenmaterial saugten.

2.2.6. Verhalten

Verhaltensbeobachtungen zur Balz und zum Kontakt-Verhalten wurden ausschließlich im Gewächshaus (s.o.) durchgeführt. Die Protokollierung erfolgte schriftlich oder mit einem Kassetten-Tonbandgerät. Serienfotos mit einer Kleinbild-Kamera (OLYMPUS OM-2 mit Makroobjektiv 3,5/50mm) sowie Video-Aufnahmen (AKAI, Kamera VC 150, 2/3" Videcon, Recorder VC 110) ergänzten die Registrierung.

2.2.7. Ausschaltversuche zu Kontakten zwischen abdominalen und alaren Duftorganen

Um Effekte von mechanischen Kontakten zwischen abdominalen und alaren Duftorganen zu untersuchen, wurden Männchen auf verschiedene Weise an der Herstellung solcher Kontakte gehindert.

In ersten Versuchen wurden die Ausfuhröffnungen der abdominalen Pinselorgane mit Wachs verschlossen. So behandelte Tiere starben jedoch meist nach wenigen Tagen oder sie rieben das Wachs ab. Später wurden die Flügelorgane unmittelbar nach dem Erhärten der Flügel herausgeschnitten oder mit einem Korkbohrer ausgestanzt, oder sie wurden (bei *Danaus*) mit kleinen Aluminiumfolie-Plättchen (Haushaltsfolie in Kreisen von 9 mm Durchmesser) bedeckt und mit "tachi-wax" auf den Flügeln befestigt. Die letztgenannte Methode erlaubte es, die Folie wieder abzunehmen und die Duftorgane chemischen Analysen zu unterwerfen.

Um zu zeigen, ob beobachtete Unterschiede zwischen Faltern mit und ohne Kontakte zwischen den Duftorganen wirklich auf Kontakte zurückzuführen und nicht durch andere Faktoren bedingt sind, wurden Kontakte verschiedentlich nur auf einer Körperseite verhindert und die Duftorgane beider Körperseiten getrennt untersucht.

2.2.8. Chemie

Zum Nachweis und zur Quantifizierung von Dihydropyrrolizinen wurden gaschromatographische Analysen durchgeführt. Hierzu wurden einzelne Duftorgane (Flügelaschen, Duftpinsel) oder Paare dieser Drüsen in 50 (100) μ l Schwefelkohlenstoff extrahiert. 5 (10) μ l einer solchen Lösung wurde direkt in einen HEWLETT PACKARD 5830 Gaschromatographen injiziert. Dieses Modell verfügt über eine automatische Injektions-einrichtung sowie über einen Integrator und war mit einer 8' x 2 mm Glassäule und einem Flammenionisations-Detektor bestückt. Die Säule enthielt 2% OV-17 oder OV-1 auf 100/120 mesh gas chrom Q. Die Temperatur wurde bei 150° bzw. bei 170° C konstant gehalten.

Die Identität von Dihydropyrrolizin-Peaks wurde durch Koinjektion synthetischer Substanzen bestätigt; die absolute Menge an Dihydropyrrolizinen in den Duftorganen wurde durch Vergleich von Peak-Flächen nach Injektion von Extrakten und Peak-Flächen nach Injektion von bekannten Mengen synthetischer Substanz errechnet. Die Nachweisgrenze betrug 0.05 μ g.

Qualitative Nachweise von Dihydropyrrolizinen wurden auch dünn-schichtchromatographisch erbracht. Einzelne Duftorgane wurden in 50 μ l Methanol extrahiert, die Lösung auf Silica-Gel Platten aufgebracht und nach dem Trocknen mit wässriger Natriumborhydrat-Lösung reduziert. Bei der anschließenden Chromatographie diente ein Gemisch aus Methanol (14,5%), Chloroform (85%) und konz. Ammoniak (0,5%) als Fließmittel. Zur Entwicklung wurden die Chromatogramme mit einer Mischung aus Aceton und 10%iger Salzsäure im Verhältnis 4 : 1 besprüht. Zur Identifizierung der Dihydropyrrolizine wurden synthetische Substanzen parallel chromatographiert.

3. ERGEBNISSE

3.1. Bau und Feinstruktur der männlichen Duftorgane bei Danainae: Amauris ochlea, Danaus chrysippus und D. petiverana als charakteristische Beispiele

3.1.1. Einleitung

Viele männlichen Schmetterlinge besitzen als sekundäre Geschlechtsmerkmale epidermale Drüsenzellen in Verbindung mit cuticulären Strukturen, die Schuppen und Haaren homolog sind. Das Auftreten solcher Androconien - und bei einigen Arten erste Einblicke in ihre Histologie - ist bereits seit Jahrzehnten bekannt (MÜLLER, 1877a; DALLA TORRE, 1885; KÖHLER, 1900; ILLIG, 1902; STOBBE, 1912; LONGSTAFF, 1912; BARTH, 1944), aber erst seit kurzem werden ethologische und chemische Untersuchungen zur Klärung ihrer Funktion durchgeführt. Die vermutete Funktion von Androconien als Organen zur Sekretion und/oder Verteilung von Duftstoffen, die das Sexualverhalten der Weibchen beeinflussen, erwies sich in zahlreichen Fällen als richtig (s. z.B. BIRCH, 1974): Es wurde für einige Tag- und Nachtfalterarten gezeigt, daß die männlichen Duftorgane im Nahbereich der sexuellen Kommunikation eingesetzt werden und Pheromone abgeben, die beim Weibchen das Akzeptieren des Geschlechtspartners auslösen (TINBERGEN et al., 1942; BROWER et al., 1965; APLIN & BIRCH, 1970; BIRCH, 1970a; CLEARWATER, 1972; MYERS, 1972; TAYLOR, 1973; GRANT, 1974, 1976; GRANT et al., 1975; GRANT & BRADY, 1975; JACOBSON et al., 1976; RUTOWSKY, 1977b).

Die Androconien zeigen eine Vielfalt an morphologischen Ausprägungen von einfachen, auf den Flügeln verteilten Duftschuppen bis hin zu komplizierten, ausstülpbaren Haarapparaten an Thorax, Beinen und Abdomen (Übersichten bei BARTH, 1960; VARLEY, 1962; BIRCH, 1970c)¹⁾.

1) neuere Einzelarbeiten z.B.: BIRCH, 1970b; GRANT, 1971, 1978; SELLIER, 1973; GRANT & EATON, 1973; CORBET & LAI FOOK, 1977; WASSERTHAL & WASSERTHAL, 1977.

Funktionell scheinen alle Typen von Androconien in erster Linie Signalstoffe zu produzieren und zu verteilen, die die Weibchen im Nahbereich stimulieren, nachdem die Geschlechter durch andere Signale bereits zusammengeführt sind; die Männchen geben also "Aphrodisiaca" (im Sinne von BUTLER, 1967) ab. Androconien-Sekrete scheinen - wie auch die meisten anderen Pheromon-Typen - gewöhnlich aus mehreren Komponenten zu bestehen (APLIN & BIRCH, 1970; BERGSTRÖM & LUNDGREN, 1973; BESTMANN et al., 1977; HIRAI, 1977; PETTY et al., 1977; HAYASHI et al., 1978), welche möglicherweise verschiedene Funktionen erfüllen und nicht nur der sexuellen Stimulation der Weibchen dienen müssen. So gibt es Hinweise darauf, daß männliche Duftstoffe während der Kopula auf die Weibchen übertragen werden und dann als "repellents" auf andere Männchen wirken (GILBERT, 1976; DIERL, 1977). Sie können auch "primer-effects" haben und Eiablageverhalten auslösen oder das Lockverhalten terminieren (BENZ & SCHMID, 1968; HENDRICKS & SHAVER, 1975). Daß männliche Androconien Sexuallockstoffe für Weibchen sezernieren, wurde ausschließlich bei den Phycitiden Galleria mellonella und Achroia grisella beobachtet (BARTH, 1938; RÖLLER et al., 1968; DAHM et al., 1971; LEYER & MONROE, 1973).

Am genauesten kennt man das männliche Pheromonsystem der Tagfalter-Familie Danaidae (siehe BOPPRÉ 1977, 1978; Anlagen 6 und 9). Die strukturelle Komplexität der Drüsenorgane männlicher Danaiden scheint eine chemische Entsprechung zu haben und könnte mit der Beteiligung der Danaiden an BATESscher und MÜLLERScher Mimikry in Beziehung stehen. Die vermutete chemische Arterkennung macht die Monarchfalter für Untersuchungen von sexuellen Kommunikationsmechanismen besonders interessant.

Von wenigen Ausnahmen abgesehen, besitzen die Männchen aller Danaiden zwei paarig angelegte Drüsenorgane:

- a) Flecken oder Taschen auf den Flügeln (Abb. 1A, B), die mikroskopisch durch modifizierte Schuppen und Drüsenzellen charakterisiert sind,
- b) ausstülpbare Haarpinsel am Hinterleibsende, die im expandierten Zustand Strahlenkugeln bilden (Abb. 1C).

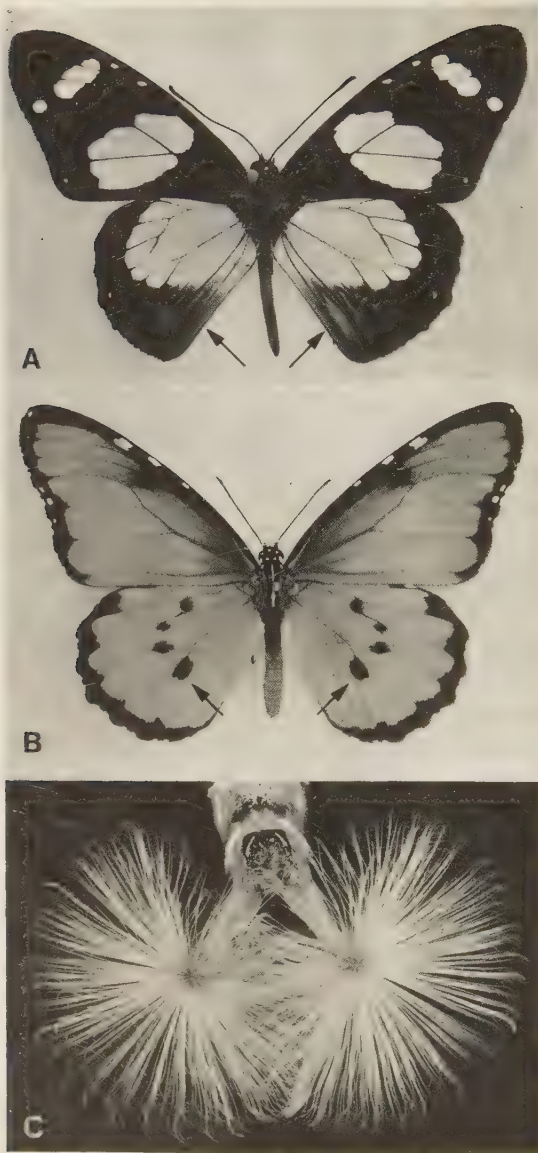


Abb. 1: (A) Männchen von Amauris ochlea. Pfeile deuten auf Flügel-
flecken. Vergrößerung: ca. 1,3 x
(B) Männchen von Danaus chrysippus. Pfeile deuten auf Flü-
geltaschen. Vergrößerung: ca. 1,3 x
(C) Expandierte abdominale Duftpinsel von Danaus petiverana.
Vergrößerung: ca. 6 x

Während des Balzverhaltens werden die Duftpinsel in der Nähe des Weibchens ausgestülpt und expandiert (CARPENTER, 1914; BROWER et al., 1965; STRIDE, 1958; SEIBT et al., 1972; PLISKE, 1975d). Dabei werden kleine Partikel verstreut (PLISKE & EISNER, 1969), für die die Bezeichnung "Pheromon-Transfer-Partikel" vorgeschlagen wurde (BOPPRÉ, 1976). Bei einigen Danaiden-Arten ist nachgewiesen, daß der Balzerfolg von Pinselduftstoffen abhängt (PLISKE & EISNER, 1969; MYERS & BROWER, 1969), bei anderen Arten gibt es Hinweise auf diesen Zusammenhang. Einige Komponenten des Pinselduftes wurden bereits chemisch charakterisiert (MEINWALD & MEINWALD, 1966; Lit. bei SCHNEIDER, 1975, EDGAR, 1975, und PETTY et al., 1977) (vgl. Kap.3. 2., 3.4.).

Die Duftpinsel bestehen aus mehreren hundert Drüsenhaaren (MÜLLER, 1877b; ILLIG, 1902; ELTRINGHAM, 1913, 1915; PLISKE & SALPETER, 1971). Sie inserieren an weichen Integument-Schläuchen, die durch Haemolymphdruck wie ein Handschuhfinger ausgestülpt werden können und zwischen dem 8. und 9. Abdominalsegment erscheinen. Die Schläuche werden von Muskeln zurückgezogen.

Unabhängig vom Balzverhalten stellen die Männchen mechanische Kontakte zwischen den abdominalen Duftpinseln und den alaren Drüsenbereichen her: Bei Amauris-Arten wird ein Teil des Duftpinselapparates auf den Hinterflügelflecken ausgebreitet (vgl. Abb. 2), bei Danaus-Arten werden die Duftpinsel durch Öffnungen auf den Oberseiten der Flügel in die Hinterflügeltaschen eingeführt (Abb. 21; Kap. 3.2. 2.1.) (Lit. bei BROWER & JONES, 1965; BOPPRÉ et al., 1978).

Im folgenden berichte ich über die Morphologie der abdominalen und alaren Duftorgane bei 3 Arten aus 2 Gattungen der Unterfamilie *Danainae*. Diese Darstellung von typischen Strukturelementen¹⁾ ist die Basis für bereits durchgeführte oder begonnene ethologische, physio-

1) Vgl. einführende Übersicht bei BOPPRÉ, M. & K. FECHER: Structural complexity of scent organs of male danaid butterflies. In: Scanning Electron Microscopy 1977, II, p. 639-644+630, IIT Res. Inst., Chicago, USA. (Anlage 4).



Abb. 2: Kontakt-Verhalten bei Amauris-Arten.

Männchen von A. niavius (A) und A. albimaculata (B), während sie die schwarzen Haare der abdominalen Duftpinsel auf den Flügelflecken ausbreiten, und zwei Stadien der Pinselexpansion beim Kontakt-Verhalten von A. ochlea (C - E).

(Nach meinen Beobachtungen tritt Kontakt-Verhalten bei Amauris-Arten unmittelbar nach einem Dunkel-Hell-Wechsel, also in den frühen Morgenstunden (aber auch nach einer künstlichen Dunkelphase) auf. Die Männchen setzen sich an sonnenbeschienene, exponierte Orte und breiten die Flügel aus. Dann beugen sie ihr Abdomen so, daß die Abdomenspitze auf die Innenkante der Hinterflügel im Bereich der Flecken zeigt, führen zuckende Bewegungen in den letzten Abdominalsegmenten aus und expandieren das Pinselorgan soweit, bis die schwarzen Haare fächerförmig auf den Flügelflecken verteilt sind. Während dieser Phase wird das Abdomen mit den expandierten schwarzen Pinselhaaren oft auf- und abbewegt. Diese Sequenz von Verhaltensweisen wird mehrmals hintereinander wiederholt.

logische und biochemische Experimente. Die morphologische Untersuchung ermöglicht ferner einen Artenvergleich in größerem Umfang unter klassifikatorischen und phylogenetischen Aspekten (s. Diskussion).

Amauris ochlea, Danaus chrysippus und D. petiverana wurden für diese Untersuchung ausgewählt, da es Beobachtungen und Experimente bei diesen Arten am besten erlauben, strukturelle Eigenschaften mit spezifischen Funktionen in Beziehung zu setzen.

Die Duftorgane dieser und einiger weiterer Danaiden-Arten wurden bereits früher lichtmikroskopisch untersucht (MÜLLER, 1877b; ELTRINGHAM, 1913, 1915; ILLIG, 1902; PLISKE & SALPETER, 1971). Diese Autoren entdeckten eine Reihe der jetzt bekannten Strukturen nicht, andere wurden fehlinterpretiert. Ihnen stand auch qualitativ und quantitativ nur unzureichendes Material zur Verfügung, und durch die (für heutige Verhältnisse) unzulängliche Behandlung ging viel Information verloren. Weiter fehlten den genannten Autoren Hinweise zur funktionellen Interpretation der Strukturen. Für detaillierte Studien zur Biologie und Chemie der Pheromone bei Danaiden ist also eine erneute Untersuchung der Morphologie der Androconien erforderlich.

3.1.2. Ergebnisse

3.1.2.1. Amauris ochlea

A) Flügelflecken.

Während die Flügel von Amauris ochlea mit zwei dachziegelartig angeordneten Deckschuppentypen dicht bedeckt sind (Abb. 3A), liegt die Flügelmembran im Bereich der Androconien an der Ader Analis 2 der Hinterflügel (Abb. 1A) weitgehend frei (Abb. 3B). Die hier in alternierenden Reihen angeordneten "Fleckschuppen" stehen sehr locker, sind wesentlich kleiner und nicht ziegel- sondern löffelförmig (Abb. 3B, C).

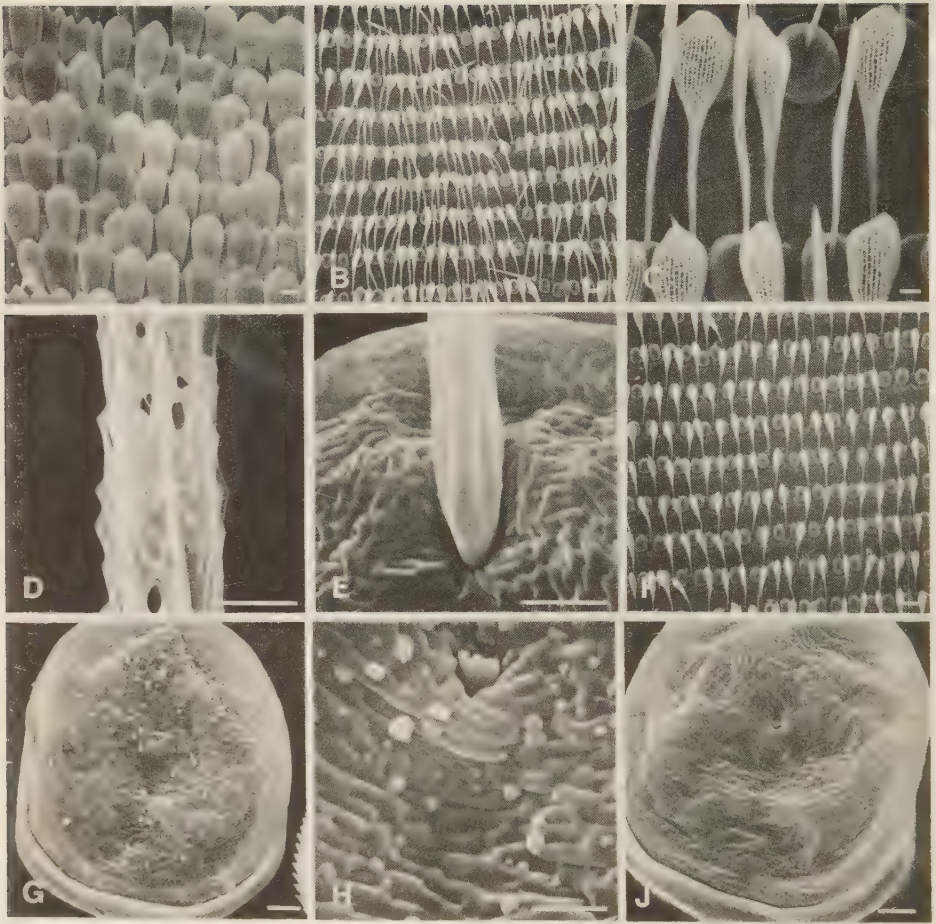


Abb. 3: Strukturelle Charakteristika der Flügelflecken von Amauris ochlea. Vgl. Text

Maßstab: A, B, F: 20 μ m; C: 5 μ m; D, E, G, J: 2 μ m; H: 1 μ m

Im Bereich der Duftflecken ist der Raum zwischen den Flügellamellen wesentlich erweitert.

Zwischen den Sockeln der Fleckschuppen befindet sich jeweils eine runde, kissenförmige Struktur, welche basal von einem Sockel umgeben ist und sich über die Flügelmembran erhebt (Abb. 3C, G). Diese "Drüsenkissen", die bereits von ELTRINGHAM (1915) als drüsig erkannt wurden, erscheinen im REM-Bild stark gefaltet (wahrscheinlich kollabiert) und zeigen Andeutungen von Poren, die nur im transelektromikroskopischen Bild sichtbar sind (MEINECKE, pers. Mitt.). Lichtmikroskopisch sind die Drüsenkissen durch besonders große Zellen (mit großen Kernen) mit einer dicken, mehrschichtigen Kappe charakterisiert (Abb. 4).

Im Zentrum jedes Drüsenkissens inseriert eine haarförmige Schuppe, welche im medianen und distalen Bereich durchlöchert ist (Abb. 3D) und sich an ihrer Basis verjüngt (Abb. 3E). Diese "DrüsenSchuppen" finden sich nur bei frisch geschlüpften Faltern, fehlen jedoch älteren Männchen (Abb. 3F). Die DrüsenSchuppen brechen ab, wenn die Männchen Kontakte zwischen ihren abdominalen Duftpinseln und den Flügel Flecken herstellen; danach erkennt man an den Drüsenkissen nur die Abbruchstellen der DrüsenSchuppen (Abb. 3G - J).

Bei vielen Individuen fanden sich auf den Drüsenkissen kleine kristallähnliche Korpuskeln (Abb. 3G, H), welche mit Diäthyläther abgewaschen werden können (Abb. 3J); möglicherweise handelt es sich hier um ein erstarrtes Sekret.

Zwischen den normalen Deckschuppen und den Fleckschuppen bestehen nicht nur in Form und Größe, sondern auch im Feinbau wesentliche Unterschiede (Abb. 5). Die Deckschuppen weisen den für Lepidopteren typischen Bau auf (vgl. Diskussion): Die der Flügelmembran zugewandte Seite des Schuppenblattes ist eine geschlossene Lamelle (Unterseitenlamelle), auf welcher Stützpfeiler (Trabekeln) ansetzen und Unter- und Oberseitenlamelle miteinander verbinden. Die Oberseitenlamelle ist bei A. ochlea netzartig offen, d. h. nur als Gerüst aus Längs- und Querrippen ausgebildet (Abb. 5A). Demgegenüber sind bei den Fleckschuppen Ober- und Unterseitenlamelle netzartig struktu-

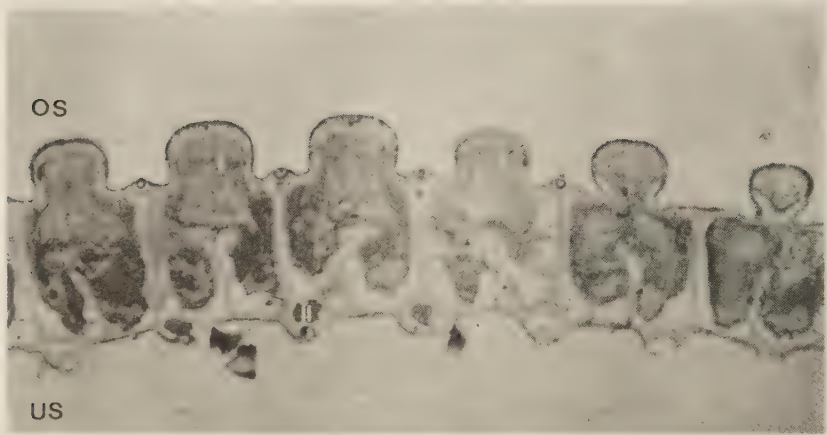


Abb. 4: Querschnitt durch einen Flügelfleck von Amauris ochlea.
(Schnittdicke: $0,5 \mu\text{m}$; Färbung mit Toluidin-Blau in Borax)

Maßstab: $10 \mu\text{m}$

OS : Flügeloberseite

US : Flügelunterseite

I : Drüsenzelle unterhalb Drüsenkissen

II : Zelle unterhalb Deckschuppensockel

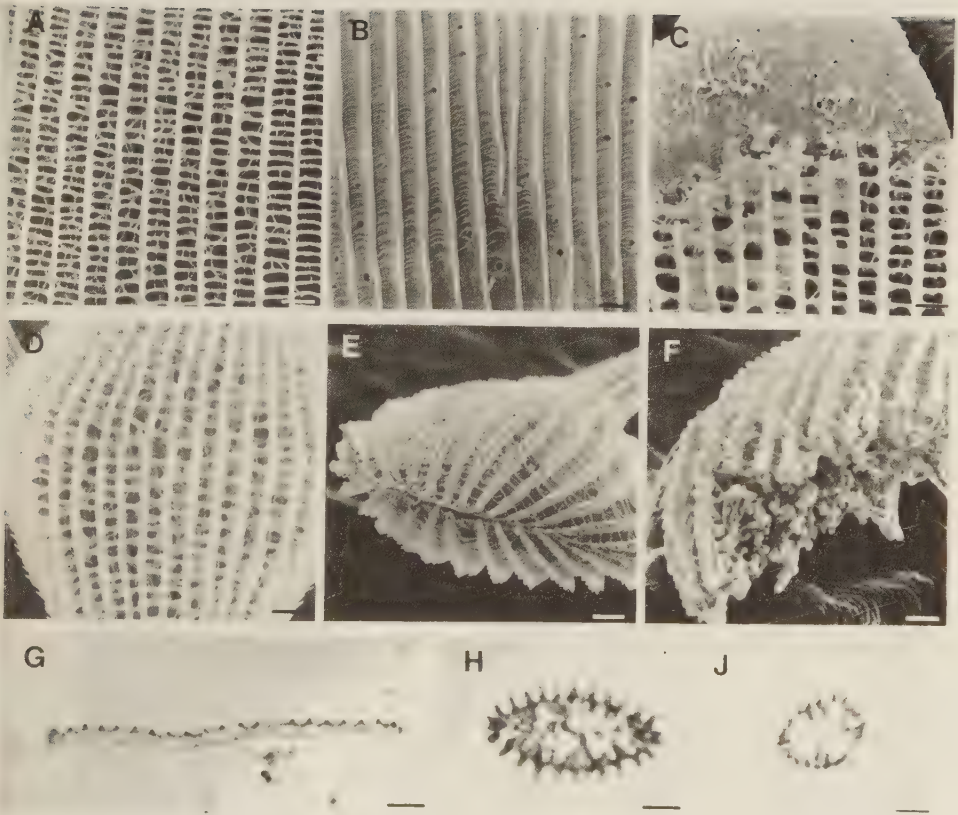


Abb. 5: Strukturen normalen Deckschuppen (A - C, G) und "Fleckschuppen" (D - F, H, J) von Amauris ochlea.

Maßstab: A - F: 2 μ m; G - J: 5 μ m

- (A) Deckschuppe, Oberseitenlamelle
- (B) Deckschuppe, Unterseitenlamelle
- (C) Deckschuppe mit z. T. zerstörter Oberseitenlamelle
- (D) Fleckschuppe, Oberseitenlamelle
- (E) Fleckschuppe, apikaler Bereich
- (F) z.T. zerstörte Fleckschuppe, Trabekeln im Innern
- (G) Deckschuppe, Querschnitt (LM)
- (H, J) Fleckschuppen, Querschnitte (LM)

riert und nicht voneinander zu unterscheiden (Abb. 5D, H). Auch verlaufen die Lamellen nicht parallel, sondern formen ein Oval (Abb. 5E), dessen 'Wände' aus Trabekeln gebildet sind und dessen Zentrum einen Hohlraum aufweist (Abb. 5F, H). Hieraus ergibt sich, daß die Fleckschuppen durchlässig sind.

B) Duftpinsel

Die Beobachtung der Pinselexpansion erlaubt es, bereits makroskopisch vier Haartypen zu unterscheiden, welche nacheinander erscheinen (Abb. 6). Bei gleichmäßiger Druck-Erhöhung werden zunächst zwei Büschel weißer Haare mit schwarzen Haaren an den äußeren lateralen Bereichen sichtbar. Während die weißen Haare vorerst als Bündel zusammenbleiben, breiten sich die schwarzen Haare fächerförmig aus (Abb. 6A, B). Schließlich klappen diese Fächer zu den Seiten des Abdomens um (Abb. 6C, D), während sich die weißen Haarbüschel öffnen und strahlenkugelförmige Gebilde ergeben (Abb. 6E). Nun sieht man im Zentrum dieser Haarkugeln einen Kegel aus einem dritten Haartyp (Abb. 6F). Bei weiterer Erhöhung des Druckes klappen auch die langen-weißen Haare um, der Kegel öffnet sich (Abb. 6G) und es treten zentrale Haare auf, die kleine Strahlenkugeln bilden (Abb. 6H).

Während der Pinselexpansion breiten sich die verschiedenen Haartypen (mit Ausnahme der Kegelhaare) gleichmäßig aus. Die Kegelhaare haften jedoch aneinander und klappen beim Öffnen des Kegels in Gruppen zurück (Abb. 6G).

Längs- und Querschnitte der zurückgezogenen Duftpinsel zeigen die Anordnung der verschiedenen Haartypen in deutlichen Bereichen (Abb. 7, 8). Hier wird zwischen den schwarzen und den langen-weißen Haaren ein fünfter, makroskopisch nicht unterscheidbarer Haartyp erkennbar.

Alle Haare inserieren am innersten Drittel des zurückgezogenen Duftpinselschlauches, jeder Typ an einem definierten Bereich. Konzentrisch um die zentralen Haare, die am Ende des Schlauches ansetzen, sind an einer ringförmigen Einschnürung des Schlauches die Kegelhaare arrangiert. Anschließend inserieren die langen-weißen Haare;

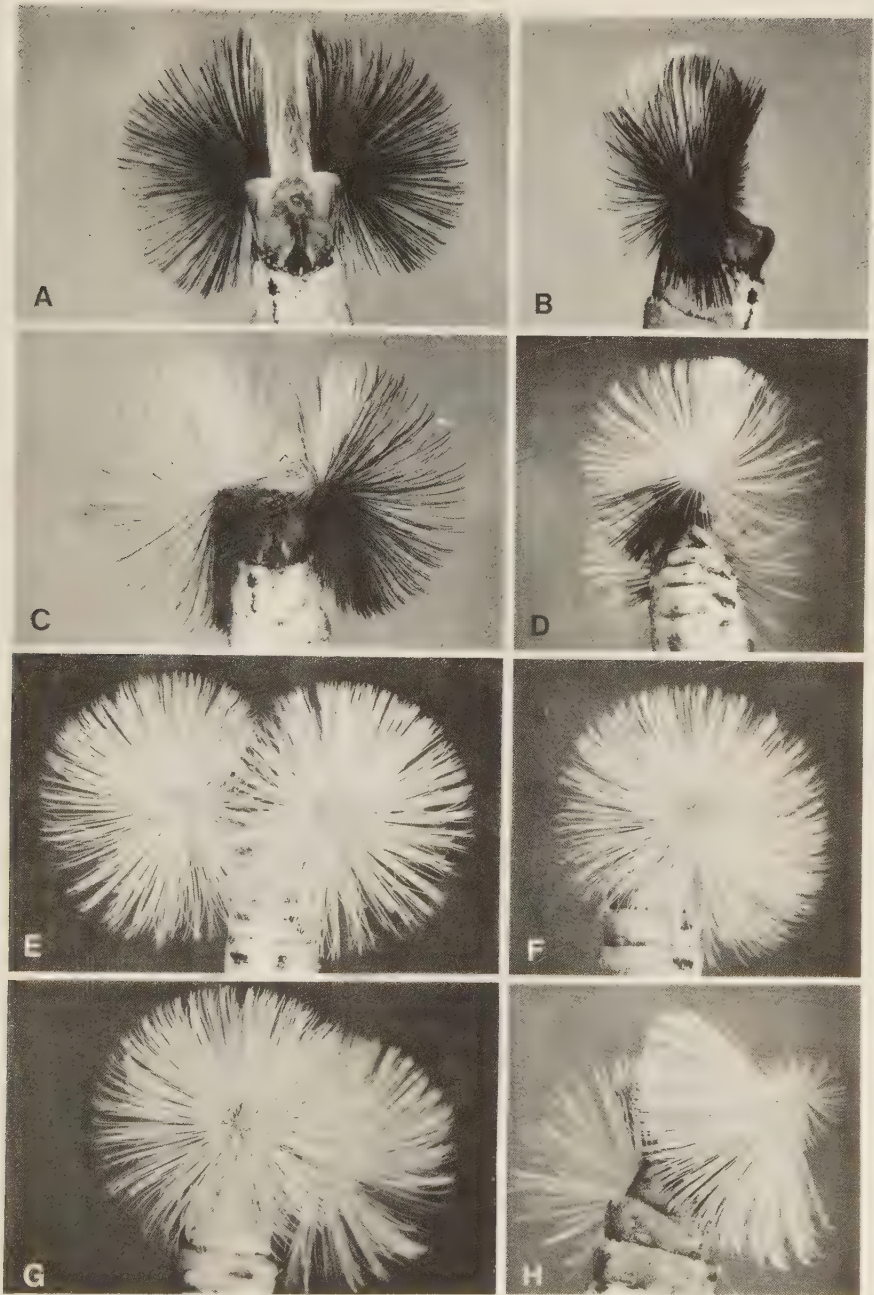


Abb. 6: Stadien der Duftpinsel-Expansion bei *Amauris ochlea*. Vgl. Text. A, C, E von ventral, B, D, F; G, H von lateral fotografiert. Vergrößerung: ca. 4,5 x

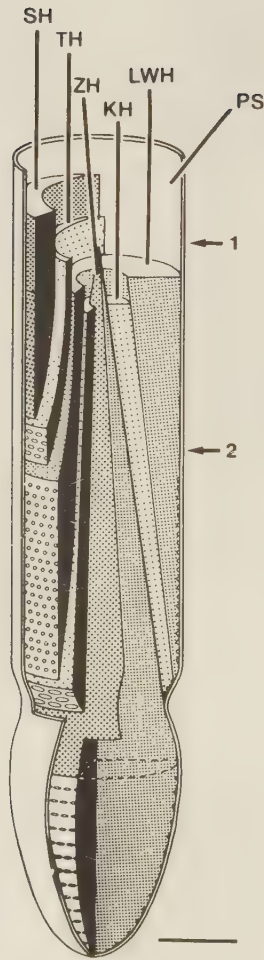


Abb. 7: Schema des proximalen Drittels eines abdominalen Duftpinsels von *Amauris ochlea*. (Das Schema entspricht einem linken Pinsel von dorsal gesehen.) Maßstab: 250 μ m
Der Pinselapparat ist rechts im Schema median, links in verschiedenen Längs- und Querebenen aufgeschnitten, um die Verteilung (Punktraster) und die Ansatzstellen (offene Kreise/Ovale) der fünf Haartypen sowie die asymmetrische Lage der der SH und der TH darzustellen.

KH : Kegelhaare	SH : schwarze Haare
LWH : lange-weiße Haare	TH : Trennhaare
PS : Pinselschlauch	ZH : zentrale Haare

Die Pfeile geben die Schnittebenen 1, 2 der in Abb. 8 abgebildeten Querschnitte an.

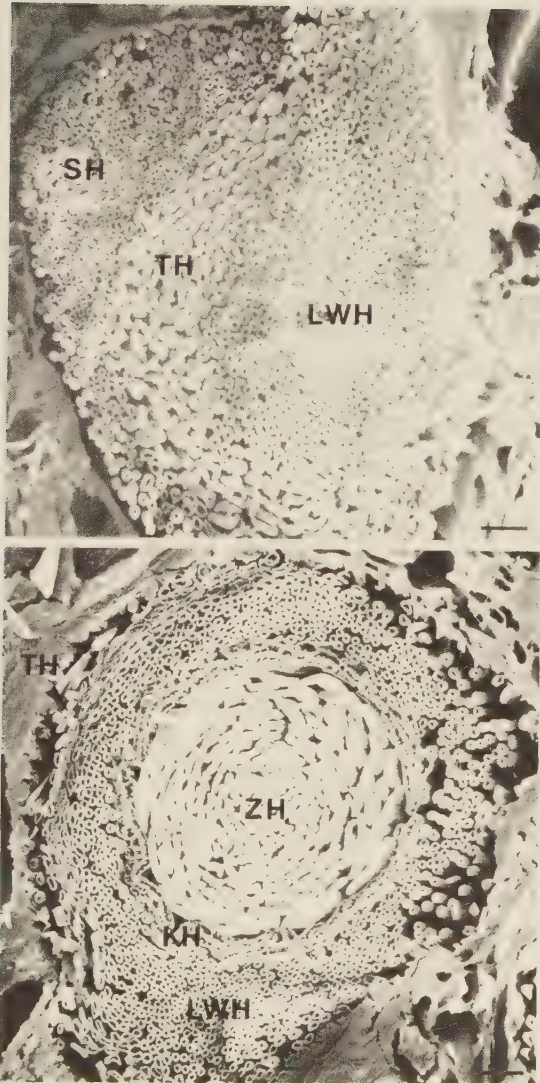


Abb. 8: Querschnitte durch retrahierte Duftpinsel von Amauris ochlea.
Maßstab: 50 μ m

KH : Kegelhaare

TH : Trennhaare

LWH : lange-weiße Haare

ZH : zentrale Haare

SH : schwarze Haare

In Abb. 7 sind die Schnittebenen 1, 2 durch Pfeile angegeben.

Tabelle 2: Strukturelle Charakteristika der Duftpinselfaar-Typen von Amauris ochlea

Haartyp	Oberfläche	Querschnitt	Länge (mm)	Dicke (μ m)	Anzahl
schwarze Haare	klauenförmige Vorsprünge	rund, hohl	4,5	12	600
Trennhaare	rippenförmige Vorsprünge	oval, Trabekeln	4,5	10	150
lange-weiße Haare	Knötchen	rund, hohl	5,5	15	760
Kegelhaare	glatt	flach, dünn- wandig	2,1	10	80
zentrale Haare	schuppige Vorsprünge	flach	2,1	5	200

Trennhaare und schwarze Haare erscheinen nur an den Außenseiten jedes Haarbündels.

Die strukturellen Charakteristika der fünf Haartypen sind in Tabelle 2 zusammengestellt. Die wichtigsten Besonderheiten sind folgende:

Die dickwandigen, hohlen schwarzen Haare besitzen an ihren basalen Oberflächen schuppige Strukturen (Abb. 9A), die sich apikal in klauenförmige Vorsprünge differenzieren (Abb. 9B), und weisen zahlreiche Perforationen auf (Abb. 9C). - Die Oberfläche der abgeflachten Trennhaare (Abb. 9E, F) zeigt regelmäßig anschwellende Rippen und ähnelt der der distalen Enden der langen-weißen Haare. - Die langen-weißen Haare verändern ihre Oberflächenstruktur kontinuierlich von der Basis bis zur Spitze (Abb. 9H - K). An der Spitze, an der wulstige Ausbuchtungen gebildet sind (Abb. 9K, M), brechen die Haare in 'Knötchen-Ketten' auf, welche ebenfalls zerfallen und so die Knötchen separieren (Abb. 9L, N, O). Diese so gebildeten, unregelmäßig strukturierten Pheromon-Transfer-Partikel haften in Massen an den stabilen Resten der langen-weißen Haare. - Die flachen und glatten Kegelhaare (Abb. 10A, B) besitzen eine breite Basis, verjüngen sich dann gleichmäßig und enden in einer Spitze. Dieser Haartyp ist hohl, die Innenseite ist mit einem dichten Flor aus gekrümmten Filamenten ausgekleidet (Abb. 10B). - Die zentralen Haare sind (wie die Kegelhaare) lanzettförmig; ihre Oberfläche ist regelmäßig schuppig strukturiert (Abb. 10C, D). In Querschnitten erscheinen die zentralen Haare massiv (Abb. 10E), jedoch erscheint nach Waschung querschnittener zentraler Haare mit Diäthyläther eine innere Netzstruktur (Abb. 10F); die beim Waschen entfernte Substanz könnte ein erstarrtes Sekret sein.¹⁾

1) Bei der für REM-Untersuchungen durchgeführten Behandlung in OsO_4 -Atmosphäre färben sich die zentralen Haare in unbehandelten Querschnitten selektiv schwarz. Diese Osmiophilie geht bei Behandlung mit Diäthyläther verloren.

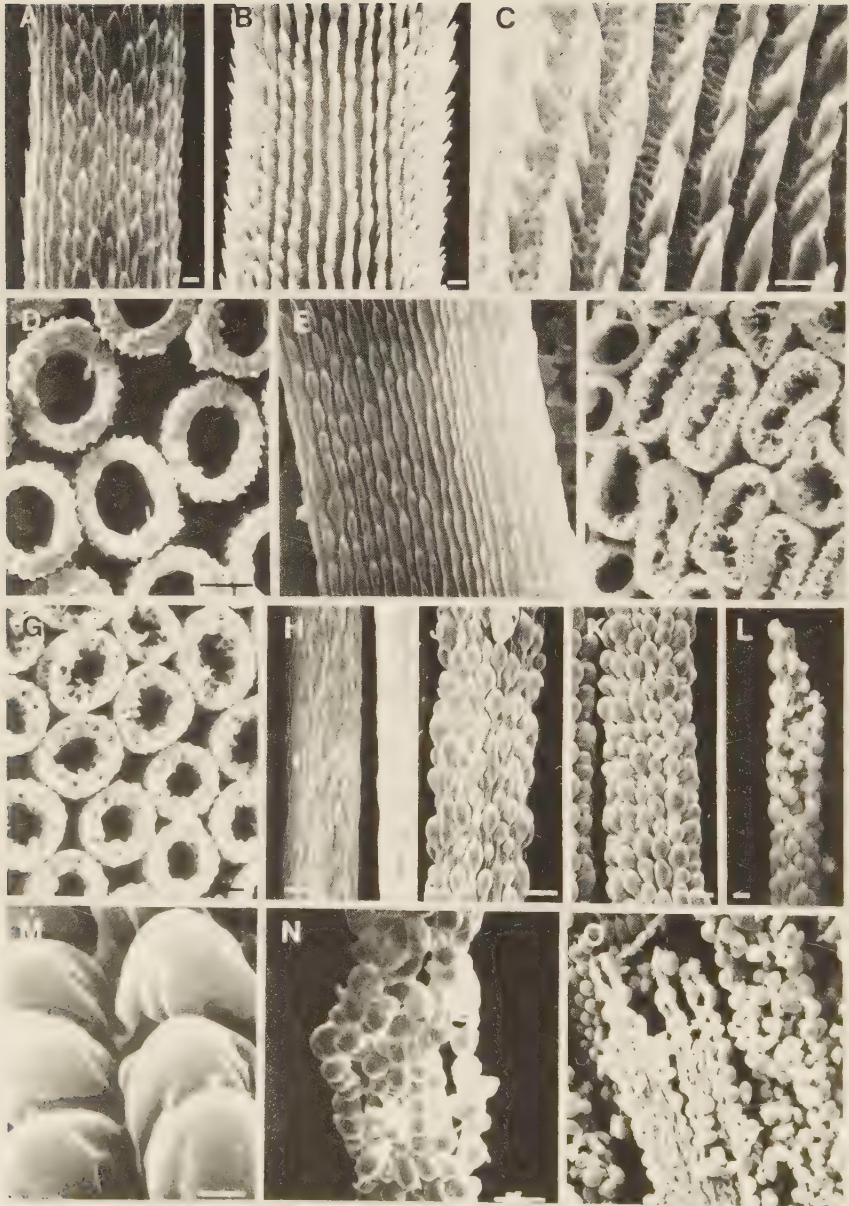


Abb. 9: Strukturelle Charakteristika der Duftpinselhaare von *Amauris ochlea*. Vgl. Text. Schwarze Haare (A - D), Trennhaare (E, F) und lange-weiße Haare (G - M). Maßstab: A, B, C, M: 1 μ m; D - L, N, O: 5 μ m

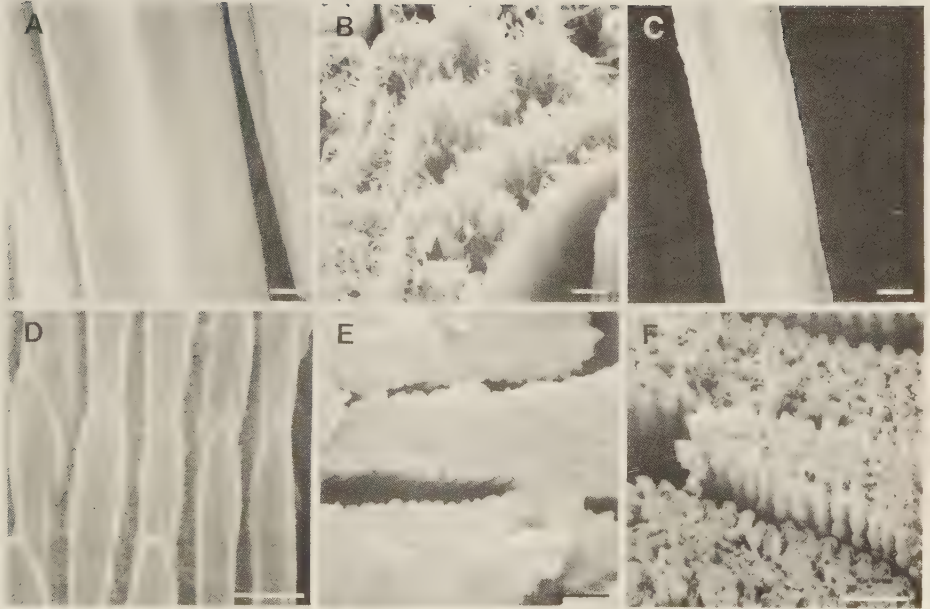


Abb. 10: Strukturelle Charakteristika der Duftpinselhaare von Amauris ochlea. Kegelhaare (A, B) und zentrale Haare (C - F). Vgl. Text.

Maßstab: A, B, C, E, F: 5 µm; D: 1 µm

3.1.2.2. Danaus chrysippus

A) Flügeltaschen

Die alaren Duftorgane von Danaus chrysippus liegen an der Ader Cubitus 2 der Hinterflügel und erscheinen als taschenförmige Falten der oberen Flügellamelle (Abb. 1B; 11A, C). Sie sind auf der Flügelunterseite nur als schwache Erhebung mit schwarzen Schuppen erkennbar (Abb. 11B, C).

Die Taschen werden beim Strecken der Flügel nach dem Schlüpfen des Falters geformt. Vor der Flügelstreckung sind die künftigen Taschen als dunkle, ovale Flecken erkennbar, die den Flügelflecken von A. ochlea ähneln. Bei D. chrysippus ist der Fleck jedoch in zwei Bereiche getrennt; eine zum Abdomen weisende Hälfte ist in die Oberfläche des Flügels integriert, während die andere eine Falte der oberen Flügellamelle darstellt. Letztere klappt beim Strecken der Flügel um, und es entsteht eine Tasche auf der Oberseite der Flügel mit einer in Richtung des Abdomens weisenden Öffnung (Abb. 11A, C). Im Bereich der Tasche ist der Raum zwischen den Flügellamellen stark erweitert und mit Hämolymphe gefüllt.

Das Innere der Flügeltaschen ist von einheitlichen, sich überlappenden Schuppen ausgekleidet (Abb. 11E), welche sich in mehrfacher Hinsicht von Deckschuppen außerhalb der Taschen (Abb. 11D) unterscheiden: Die "Taschenschuppen" haben zwar die gleiche Form wie normale Deckschuppen, sind aber nicht in Reihen, sondern unregelmäßig angeordnet; sie sind wesentlich kleiner und unterscheiden sich zudem in ihrer Feinstruktur (Abb. 12), die der der Fleckschuppen von A. ochlea entspricht, von normalen Deckschuppen. Auf REM-Bildern unbehandelter Taschenschuppen von D. chrysippus erkennt man, daß ihr Inneres mit einer amorphen Substanz gefüllt ist (Abb. 12F, G).

Die Taschenschuppen verdecken völlig die darunterliegenden Drüsenkissen, welche den Raum zwischen den Schuppenbasen fast gänzlich ausfüllen (Abb. 11F, G). In jeder Tasche liegen ca. 500 dieser Drüsen. Sie zeichnen sich zum einen durch zahlreiche Poren (im REM-Bild angedeutet, Abb. 11G, H, im TEM-Bild nachweisbar (MEINECKE, pers.

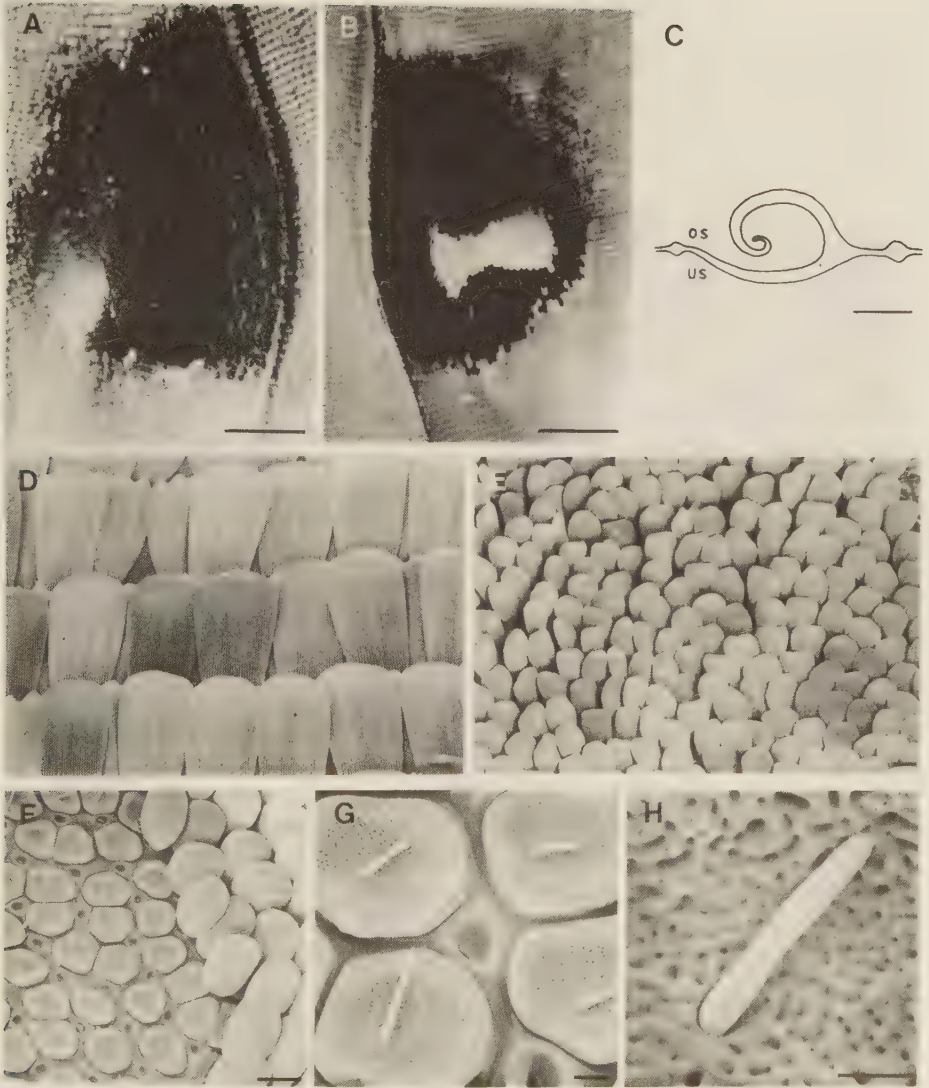


Abb. 11: Strukturelle Charakteristika der Flügeltaschen von Danaus chrysippus. Vgl. Text.
 Maßstab: A - C: 1 mm; D, E: 20 μ m; F: 10 μ m; G: 2 μ m; H: 1 μ m
 (A) Aufsicht auf die Tasche auf der Flügeloberseite; Öffnung links
 (B) Taschenbereich auf der Flügelunterseite
 (C) Schematischer Querschnitt (OS: Oberseite; US: Unterseite)
 (D) Deckschuppen außerhalb der Tasche
 (E) Taschenschuppen
 (F - H) Drüsenkissen

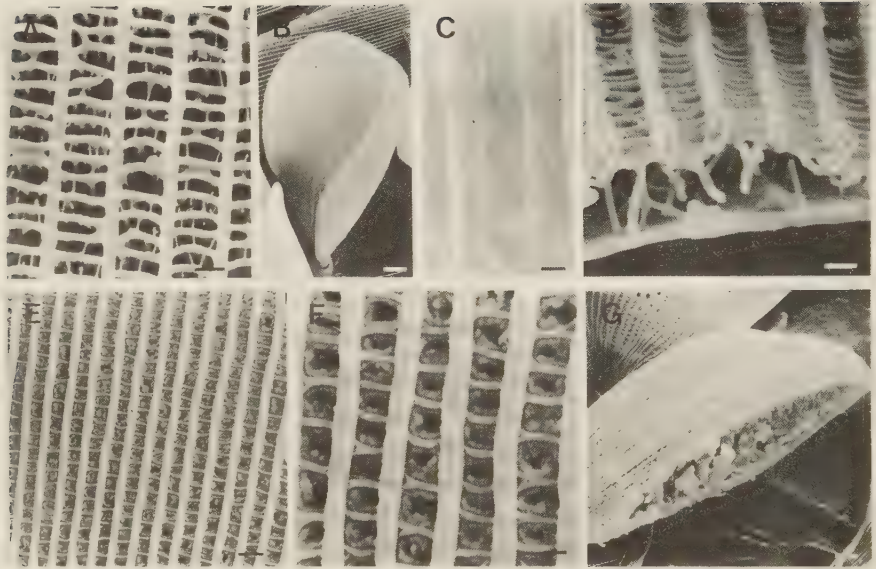


Abb. 12: Strukturen normaler Deckschuppen (A - D) und Taschenschuppen (E - G) von Danaus chrysippus.

Maßstab: A, C, E: $1\mu\text{m}$; B: $10\mu\text{m}$; F: $0,4\mu\text{m}$

- (A) Deckschuppe, Oberseitenlamelle
- (B) Deckschuppe, Unterseitenlamelle, Oberseitenlamelle
- (C) Deckschuppe, Unterseitenlamelle
- (D) z.T. zerstörte Deckschuppe, Trabekeln im Innern
- (E, F) Taschenschuppe, Oberseitenlamelle
- (G) z. T. zerstörte Taschenschuppe, amorphe Substanz im Innern

Mitt.)), zum anderen durch kleine, stiftförmige Strukturen ("Drü-senschuppen") aus, welche in den Zentren der Drüsenkissen inserieren.

B) Duftpinsel

Die Duftpinsel von D. chrysippus erscheinen makroskopisch aus einheitlichen Haaren gebildet, mikroskopisch sind jedoch zwei Typen zu unterscheiden. Bezogen auf das retrahierte Organ besteht jeder Pinsel aus einem Bündel "Partikel bildender Haare", welches von "Randhaaren" umgeben ist. Die 850 Partikel bildenden Haare sind wie die 400 Randhaare 4,5 mm lang und im Durchschnitt $9\text{ }\mu\text{m}$ dick; beide Typen haben eine dünne Wand und ein mit Trabekeln erfülltes Lumen (Abb. 13A).

Die Oberflächenstruktur der Partikel bildenden Haare ist in den basalen Haarbereichen deutlich von den apikalen unterschieden. Basal findet sich ein dichter Besatz aus ca. $4 - 8\text{ }\mu\text{m}$ langen Rippen, die längs gegeneinander versetzt in Reihen parallel zur Haarachse angeordnet sind (Abb. 13E, F). Die Enden dieser Rippen stehen von der Haarwand ab. In den medianen Bereichen der Haare stehen die Rippen weniger dicht (Abb. 13F), in den apikalen Bereichen verlaufen sie unregelmäßig und lassen runde bis ovale Stellen frei, in denen die Haarwand von mehreren bis zu $1\text{ }\mu\text{m}$ großen Löchern durchbrochen ist (Abb. 13G, H); über die ganze Haarlänge sind Andeutungen kleiner 'Poren' zu erkennen. - Unmittelbar an der Basis sind die Partikel bildenden Haare wenig differenziert (Abb. 13D), an den Spitzen sind sie dünner und erscheinen deformiert (Abb. 13J).

Nach den REM-Untersuchungen scheinen die $2,5\text{ }\mu\text{m}$ großen kugeligen Partikel, welche an den Haaren haften, an den Enden der Haarrippen gebildet zu werden, wie es für D. gilippus aufgrund von Schnittserien pupaler Haarpinsel beschrieben wurde (PLISKE & SALPETER, 1971). Die verdickten, hervorstehenden Enden der Rippen sind demnach die Stellen, an denen die Partikel als Aussackungen der Haarcuticula gebildet wurden und schließlich abbrachen. Obwohl die Partikel bei der Präparation für die REM offensichtlich leicht deformieren, weisen sie

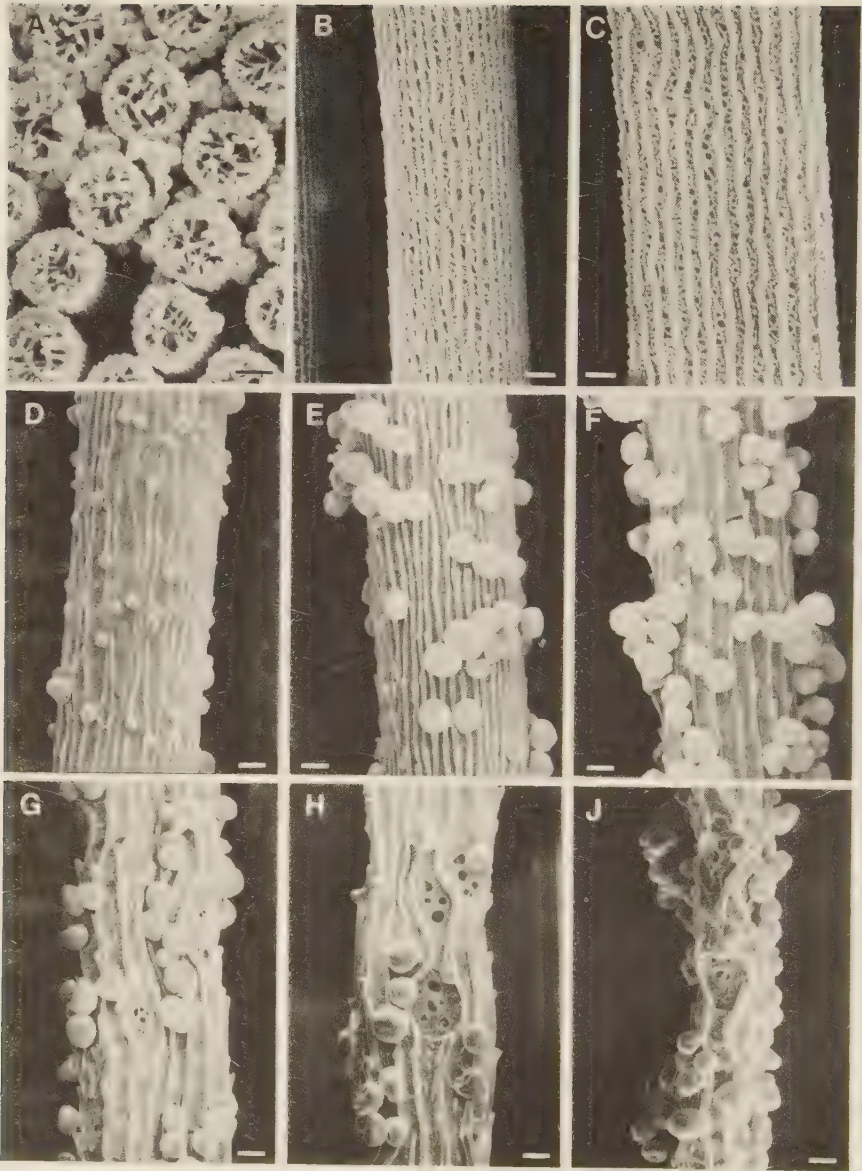


Abb. 13: Strukturelle Charakteristika der Duftpinselhaare von *Danaus chrysippus*. Vgl. Text.
Maßstab: A: $4\text{ }\mu\text{m}$; B - J: $2\text{ }\mu\text{m}$

- (A) Querschnitte von Randhaaren (oben) und Partikel bildenden Haaren (unten)
- (B - C) Randhaare
- (D - J) Partikel bildende Haare

eine Einbuchtung auf, welche vermutlich die Abbruchstelle von der Haarrippe darstellt (Abb. 13D, E; Pfeile).

Die Oberfläche der Randhaare von D. chrysippus verändert sich ebenfalls von der Basis zur Spitze (Abb. 13B, C), jedoch wesentlich weniger als die der Partikel bildenden Haare.

3.1.2.3. Danaus petiverana

A) Flügeltaschen

Wie bei D. chrysippus sind die Flügelorgane von D. petiverana taschenförmige Falten in der Nähe der Ader Cubitus 2. Allerdings sind die Taschen von D. petiverana nicht nur wesentlich größer und auf der Unterseite der Hinterflügel gelegen (Abb. 14A - C), sondern sie unterscheiden sich von D. chrysippus auch bezüglich ihrer Ausformung und ihrer strukturellen Merkmale.

Vor der Streckung der Flügel ist das Organ als dunkler Fleck auf der Oberseite der Hinterflügel erkennbar (Abb. 14D). Dieser Fleck wird bei der Streckung der Flügel stärker als das übrige Flügelgewebe gedehnt und bildet so eine Aussackung an der Unterseite mit einer schlitzförmigen Öffnung auf der Oberseite der Flügel. Im Gegensatz zu D. chrysippus sind also beide Flügellamellen am Aufbau der Tasche beteiligt (vgl. Abb. 11C mit 14C).

Bei geringer Vergrößerung erscheint der Fleck als Ansammlung dicht liegender Haare (Abb. 14D, E). Bei der Flügelstreckung brechen diese Haare in Stücke, die das Innere der Flügeltasche ausfüllen. Die 600 μm langen Haare sind hohl und äußerst fragil (Abb. 14J). Ihre Wände sind aus 4 μm großen polyederähnlichen Partikeln zusammengesetzt, welche oft Löcher aufweisen (Abb. 14H). Nach Entfernen der Partikelketten ("Drüenschuppen") erkennt man, daß sie in Drüsenplatten inserieren, die zwischen den Schuppen angeordnet sind (Abb. 14F, G; 15B). Die Taschenschuppen sind bei D. petiverana relativ schmal und unterscheiden sich in ähnlicher Weise wie die entsprechenden

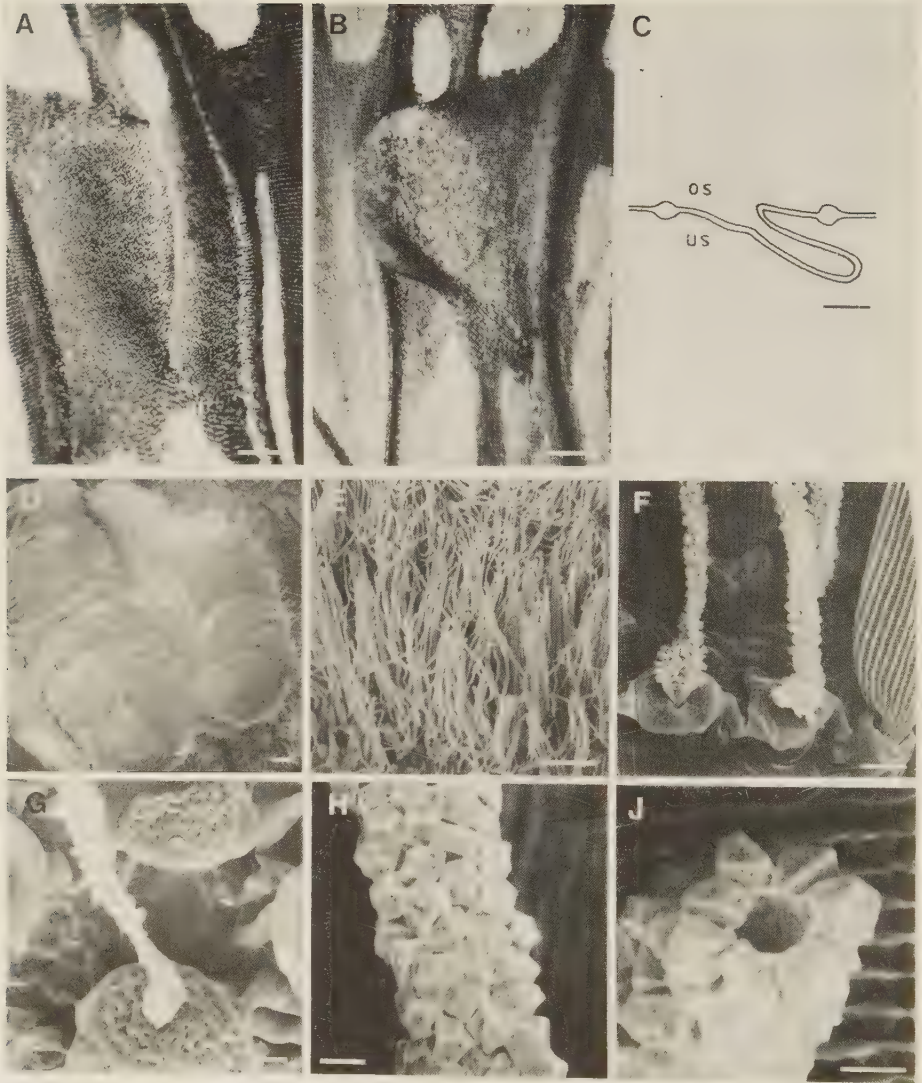


Abb. 14: Strukturelle Charakteristika der Flügeltaschen von *Danaus petiverana*. Vgl. Text.
 Maßstab: A - C: 1mm; D, E: 100 μ m; F: 5 μ m; G: 2 μ m; H: 1 μ m
 (A) Aufsicht auf die Taschenöffnung auf der Flügeloberseite
 (B) Flügeltasche auf der Flügelunterseite
 (C) Schematischer Querschnitt (OS: Oberseite; US: Unterseite)
 (D - J) Drüsenschuppen und Drüsenkissen

Strukturen bei A. ochlea und D. chrysippus von normalen Deckschuppen (Abb. 15).

B) Duftpinsel

Die Duftpinsel von D. petiverana bestehen aus 750 einheitlichen Haaren/Pinsel. Diese sind $7\text{ }\mu\text{m}$ dick und 4,5 mm lang. Ihre Oberfläche zeigt ein enges Netzwerk aus Rippen mit kugeligen Vorsprüngen (Abb. 16B, C), im Innern sind sie hohl, aber mit Trabekeln durchsetzt (Abb. 16A). Durchbrechungen der Haarwand oder Poren sind im REM-Bild nicht zu erkennen.

Bereits makroskopisch zeigt sich ein Unterschied zwischen frisch geschlüpften und älteren Faltern: erstere haben gelbe Pinsel, bei letzteren sind die apikalen Bereich dunkel gefärbt (Abb. 16D). Diese dunkle Färbung rührt von in den Flügeltaschen gebildeten Partikeln (s.o.) her, die bei Pinsel-Taschen-Kontakten von den Pinselhaaren aus den Taschen übernommen wurden (Abb. 16E, F).

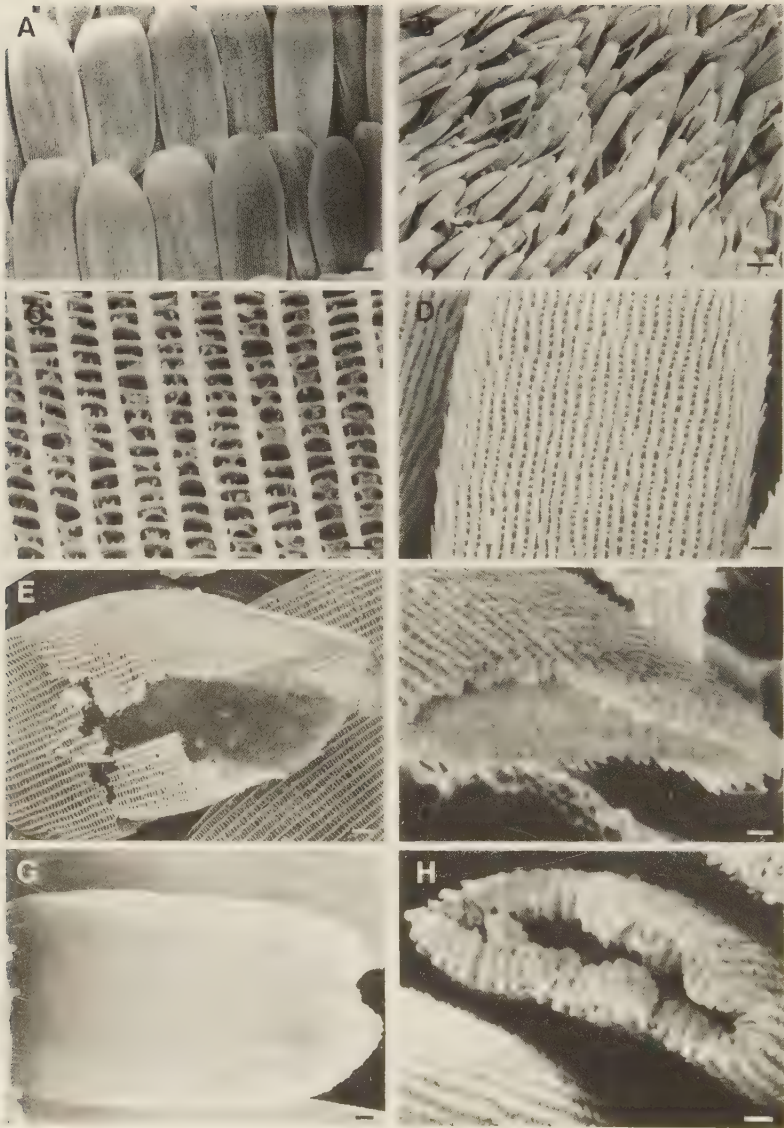


Abb. 15: Strukturen normaler Deckschuppen (A, C, E, G) und Taschenschuppen von Danaus petiverana

Maßstab: A, B: 20,µm; C, D: 1,µm; E, G: 4,µm; F, H: 1,µm

(A) Deckschuppen; (B) Taschen- und Drüenschuppen; (C) Deckschuppe, Oberseitenlamelle; (D) Taschenschuppe, Oberseitenlamelle; (E) Deckschuppe mit z.T. zerstörter Oberseitenlamelle; (F, H) z.T. zerstörte Taschenschuppen; (G) Deckschuppe, Unterseitenlamelle.

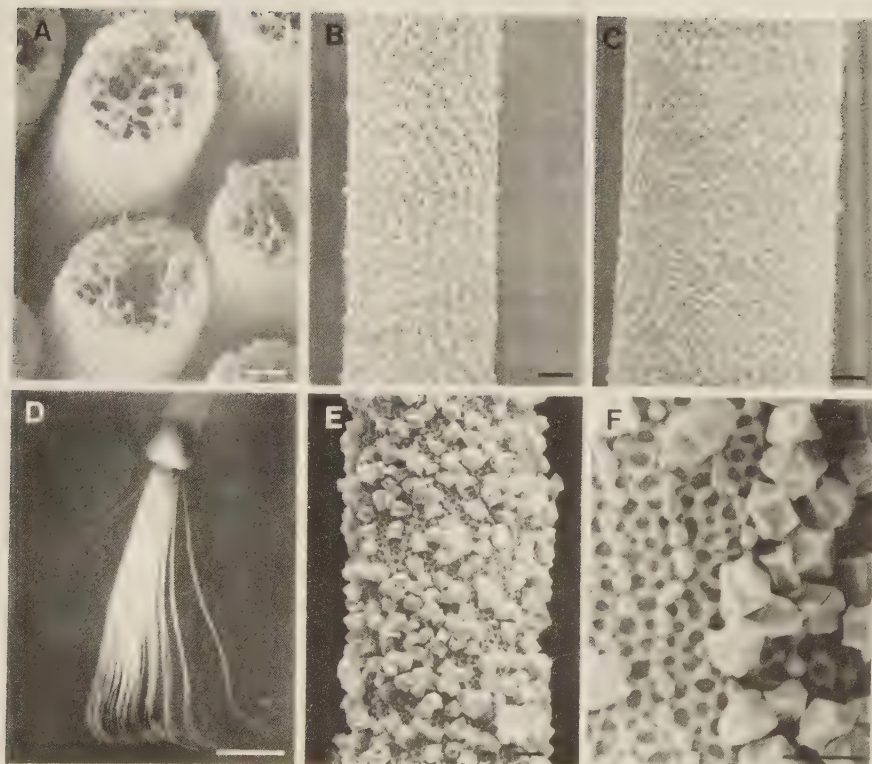


Abb. 16: Strukturelle Charakteristika der Duftpinselfaare von *Danaus petiverana*. Vgl. Text.

Maßstab: A - C, E, F: 2 μ m, D: 1 mm

- (A - C) Pinselfaare vor Kontakt mit Flügeltaschen, Querschnitt (A), basaler (B) und apikaler (C) Haarbereich
- (D) Unvollständig ausgestülpter Duftpinsel mit Partikeln an den äußeren Haarbereichen
- (E - F) Pinselfaare mit Partikeln (nach Kontakt mit Flügeltaschen)

3.1.3. Diskussion mit Bemerkungen zum erweiterten Artenvergleich

Die Androconien der Danaiden fanden stetes Interesse bei Entomologen seit F. MÜLLER (1877b) erstmals über Duftorgane männlicher Danaiden berichtete und vermutete, daß die Haarpinsel einen Duft abgeben, welcher das sexuelle Verhalten der Weibchen beeinflusst. MÜLLERs Veröffentlichung folgten zahlreiche morphologische Untersuchungen und anekdotische Berichte über den Einsatz männlicher Duftorgane, aber erst mit der Studie von BROWER et al. (1965) zur Balz von D. gilippus begannen experimentelle Untersuchungen zur Funktion von Androconien.

Inzwischen wurden an Lepidopteren verschiedener Familien Untersuchungen zur Funktion männlicher Duftorgane gemacht; verglichen mit morphologischen Kenntnissen ist das Wissen über die Funktion(en) jedoch sehr gering (vgl. Einleitung), und es fehlen auch Studien, die Struktur und Funktion in Beziehung setzen. Ich möchte deshalb meine Ergebnisse nur kurz in Zusammenhang mit anderen Arbeiten diskutieren, besonders aber das komplexe Duftorgansystem der Danaiden im Hinblick auf die adaptive Signifikanz der morphologischen Strukturen unter funktionellen Gesichtspunkten erörtern.

Im Vergleich mit den meisten anderen Lepidopteren zeigen die Duftorgane männlicher Danaiden folgende Besonderheiten:

- Es treten zwei Organpaare (alare, abdominale) auf;
- Zwischen alaren und abdominalen Duftorganen werden durch besondere Verhaltensweisen Kontakte hergestellt;
- Die abdominalen Duftpinsel können mehrteilig sein;
- Es werden Partikel zur Übertragung von Pheromonen auf das Weibchen gebildet.

Die große Ähnlichkeit bezüglich der Lage, der Bildung und der Ausprägung sowohl der abdominalen als auch der hier beschriebenen alaren Organe macht es sehr wahrscheinlich, daß beide Drüsensysteme bei den

verschiedenen Danaiden-Arten jeweils homologe Bildungen sind, die sich in unterschiedlichen Richtungen differenziert haben. Die Frage nach einem Vorteil des zweiteiligen androconialen Systems der Danaiden und nach dessen phylogenetischem Ursprung ist jedoch völlig offen.

Allgemein geht man davon aus, daß die ursprünglichsten Androconien der Rhopaloceren verstreut liegende Flügelschuppen mit Drüsenzellen sind, und daß die Konzentration solcher Duftschuppen in definierten Bereichen, sowie die Ausbildung von Schutzstrukturen (Falten etc.) Spezialisierungen sind (ILLIG, 1902). Demnach wären die Flügelflecken von A. ochlea weniger spezialisiert als die Taschen der Danaus-Arten. Allerdings zeigen die alaren Androconien der Danaiden zu denen anderer Lepidopteren im einzelnen nur geringe Ähnlichkeiten. So sind bei den anderen Lepidopteren alare Drüsenzellen meist mit Schuppenformen korreliert, welche starke Oberflächenvergrößerungen aufweisen (z.B. "Federbusch-Schuppen" der Pieriden, ILLIG, 1902) und augenscheinlich der Duftstoffabgabe dienen. Nach den hier beschriebenen morphologischen Befunden ist für die Flügelorgane der Danaiden eine Duftverteilung nicht anzunehmen.

Die Funktion der Flügelorgane der Danaiden ist noch weitgehend ungeklärt, während es als sicher gelten kann, daß die Funktion der Duftpinsel generell zumindest darin liegt, die Weibchen während der Balz mittels Pheromon-Transfer-Partikeln durch Pheromone zu stimulieren. Da zwischen den abdominalen und den alaren Organen mechanische Kontakte hergestellt werden, ergibt sich die Frage, welche Bedeutung die alaren und welche die abdominalen Organe jeweils für sich haben und welche Aufgabe(n) das Kontakt-Verhalten hat. Die bisherigen Untersuchungen zeigen bereits, daß jedes Organpaar eigene Funktionen erfüllt, die allerdings erst in Kombination biologische Bedeutung erlangen. Hierfür spricht nicht nur das Auftreten von Kontakt-Verhalten sondern auch chemische und morphologische Befunde, z. B.:

- Bei D. chrysippus werden physiologisch normale Mengen der für die Balz essentiellen Pheromonkomponente Danaidon nur durch Kontakte zwischen Pinseln und Taschen synthetisiert (Kap. 3.3.);

- Bei D. petiverana sind Kontakte (u.a.) notwendig, um Pheromon-Transfer-Partikel, die in den Taschen gebildet werden, auf die Pinsel zu übertragen, von wo sie bei der Balz verstreut werden.

Verglichen mit den Flügelorganen sind die abdominalen Duftpinsel durch ihre Abgeschlossenheit im retrahierten Zustand, ihre plötzliche Expandierbarkeit und ihre große Oberfläche für die sichere Aufbewahrung und gezielte, effektive Abgabe volatiler Substanzen besser geeignet. Man fragt sich, ob die ursprünglichen Danaiden vielleicht nur alare Organe hatten, zu denen sich unter Selektionsdruck ein effektiver Pinselapparat entwickelte, wodurch in der Folge die alaren Organe der rezenten Arten ihre funktionelle Eigenständigkeit verloren hätten?

Die strukturellen Besonderheiten der Danaiden-Duftorgane sind nur dann zu verstehen, wenn man annimmt, daß alare und abdominale Organe in wechselseitiger Anpassung aneinander entwickelt wurden. Demnach sind Untersuchungen zur Funktion nur unter Berücksichtigung des Kontakt-Verhaltens sinnvoll; entsprechendes gilt für die funktionelle Interpretation der Strukturen.

Ogleich die verschieden ausgebildeten Flügelorgane der hier untersuchten Arten unterschiedlichen Entwicklungslinien zugerechnet werden müssen, besitzen sie prinzipielle Gemeinsamkeiten:

- Sie sind mit Adern assoziiert, und das Flügelgewebe weist in diesen Bereichen eine Verdickung (z. T. mit einem großen Haemolymphraum) auf,
- die sie charakterisierenden Strukturen sind Drüsenkissen mit Drüenschuppen und besonders ausgebildete Deckschuppen.

Die Nähe der Flügelorgane zu Adern bzw. auch der Haemolymphraum unter den Drüsenkissen spricht für deren gute Haemolymphversorgung und deutet damit auf eine langfristige Aktivität der Drüsenzellen hin. Nach meinen chemischen Untersuchungen an D. chrysippus (und anderen Arten) ist auch zu erwarten, daß die Drüsen während des Imaginallebens langfristig sekretorische Funktionen erfüllen: Die Flügelorgane sind für

die Biosynthese von Dihydropyrrolizinen wichtig, Vorstufen für die Bildung dieser Pheromonkomponenten müssen aber erst von den Imagines von Pflanzen aufgenommen werden (vgl. Kap. 3.2.).

Die Drüsenkissen der alaren Organe sind bei den drei untersuchten Arten verschieden dicht angeordnet, weisen aber keine besonderen morphologischen Unterschiede auf. Demgegenüber sind die mit ihnen assoziierten Drüsenschuppen sehr verschieden strukturiert. Die Funktion der Drüsenschuppen bei D. petiverana liegt in der Partikelbildung, aber die Bedeutung der stiftförmigen Drüsenschuppen bei D. chrysippus und der haarförmigen Drüsenschuppen bei A. ochlea gibt es bislang keine Hinweise; sie scheinen sogar funktionslose rudimentäre Bildungen zu sein.

Im Zusammenhang mit der Drüsenfunktion der alaren Organe sind die Fleck- und Taschenschuppen mit ihren durchlässigen Unterseitenlamellen besonders interessant. Schuppen mit diesen Struktureigentümlichkeiten wurden noch nicht beschrieben (s. KÜHN, 1946; KÜHN & AN, 1946; DOWNEY & ALLYN, 1975; GHIRADELLA & RADIGAN, 1976). Zunächst erscheint es widersinnig, daß die Drüsenkissen von Schuppen bedeckt sind, obwohl ihr Sekret mit den Duftpinseln zusammengebracht werden muss. Durch ihre besondere Struktur scheinen die Schuppen jedoch gerade an die Übergabe von Substanzen der Drüsenkissen an die Pinselhaare angepasst zu sein: Sie bieten einen mechanischen Schutz der Drüsenkissen, sind aber für deren Sekret durchlässig, sodaß man sich vorstellen kann, daß sie als Schwamm die Drüsensekrete aufnehmen und diese später mittels ihrer großen Oberfläche effektiv an die Pinselhaare übergeben. Für eine Schwammfunktion der Fleck-/Taschenschuppen spricht auch die amorphe Substanz, die in den Taschenschuppen von D. chrysippus im REM-Bild sichtbar ist und ein eingetrocknetes Drüsensekret darstellen könnte. - Die Drüsenkissen scheinen keine volatilen Substanzen abzugeben. Bei A. ochlea deutet dies bereits die jeglichen Verdunstungsschutz vermissende, exponierte Lage der Drüsenkissen an. Ferner wurden bei allen drei Arten mit speziell auf den Nachweis volatiler Stoffe ausgerichteten chemischen Analysen kaum volatile Komponenten gefunden (SCHÄFER, pers. Mitt.).

Während die Flügelflecken von A. ochlea - verglichen mit den Taschen der beiden Danaus-Arten - am einfachsten gebaut sind, finden sich bei dieser Art die spezialisiertesten Duftpinsel.

Die Duftpinsel der drei hier untersuchten Arten werden nach eigenen Beobachtungen in zwei Verhaltenskomplexen eingesetzt, beim Kontakt-Verhalten (vgl. Abb. 2, 21) und bei der Balz.

Für A. ochlea können aufgrund der Verhaltensbeobachtungen und chemischer Analysen (vgl. Kap. 3.4.) Hinweise auf den Anpassungswert der verschiedenen lokalisierten und strukturierten Haartypen gegeben werden:

- Die laterale Lage der schwarzen Haare und ihr Ansatz proximal der übrigen Pinselhaarbasen erlaubt beim Kontakt-Verhalten die Ausbreitung der schwarzen Haare, während die restlichen Haartypen als Bündel zusammenbleiben. Die hakenförmigen Vorsprünge ihrer Oberfläche lassen sie zum Abreiben der Drüsenschuppen auf den Flügelflecken geeignet erscheinen. Die Poren der schwarzen Haare könnten einem Substanz Austausch mit den Sekreten der Flügelflecken dienen.
- Die Trennhaare (zwischen schwarzen und langen-weißen Haaren) verhindern den Verlust von Partikeln der langen-weißen Haare, während die schwarzen Haare beim Kontakt-Verhalten expandiert sind.
- Die langen-weißen Haare produzieren an ihren Spitzen Partikel (Abb. 9 O), die vom stabilen Rest dieser Haare bei der Balz verstreut werden (Abb. 17A).
- Die Struktur der Kegelhaare spricht dafür, daß sie einen Schutz gegen unkontrollierte Abgabe von Sekret der zentralen Haare bewirken.

Diese funktionellen Interpretationen der Struktur des Duftpinsels von A. ochlea reichen jedoch nicht aus, die komplexe Organisation des Organs völlig zu erklären.

Im Gegensatz zu den Duftpinseln von A. ochlea sind die von D. chrysippus und D. petiverana relativ einfach gebaut.

Die zwischen beiden Danaus-Arten beobachteten Unterschiede scheinen im wesentlichen mit den Pheromon-Transfer-Partikeln bzw. mit deren Morphogenese korreliert zu sein. D. chrysippus bildet Partikel an Pinselhaaren, die von Randhaaren umhüllt werden; die Wände beider Haartypen weisen Durchbrechungen auf. Demgegenüber bildet D. petiverana Partikel in den Flügeltaschen und besitzt lediglich Haare eines Typs, die keine Durchbrechungen haben. Offenbar verhindern die Randhaare bei D. chrysippus ein Verlieren von Partikeln während der Kontakte zwischen Pinseln und Taschen; tatsächlich finden sich in den Taschen dieser Art nach Kontakten mit den Pinseln nur vereinzelt Partikel. Auch das Auftreten bzw. Fehlen von Löchern in den Pinselhaaren könnte mit der Partikelbildungsart und mit Pinsel-Taschen-Kontakten in Zusammenhang stehen. Beide Arten synthetisieren aus Pyrrolizidin-Alkaloiden die Pheromonkomponente Danaidon (Kap. 3. 2.); hierzu ist das Kontakt-Verhalten neben der Aufnahme der Alkaloide eine zweite Voraussetzung (Kap. 3.3.), und es ist wahrscheinlich, daß die Taschen Enzyme bereitstellen. Man fragt sich, ob bei D. petiverana die Duftpinself beim Kontakt-Verhalten die postulierten Enzyme zusammen mit den Partikeln aus den Taschen aufnehmen, während bei D. chrysippus die Pinselhaare mit den Löchern die Substanzen in den Taschen 'aufsaugen' und an die über den gesamten Pinsel verteilten Partikel weitergeben.

Pheromon-Transfer-Partikel verdienen ein über die Danaiden hinausgehendes, besonderes Interesse. In Partikel zerfallende Strukturen männlicher Androconien sind nämlich auch von einer Reihe anderer Lepidopteren bekannt; sie wurden bislang nur im Rahmen morphologischer Arbeiten erwähnt, aber noch nie bei experimentellen Untersuchungen berücksichtigt (MÜLLER, 1878; ELTRINGHAM, 1913, 1915, 1937; SELLIER, 1971, 1972; VANE-WRIGHT, 1974). Die analoge Entwicklung von Partikeln mit offensichtlich gleicher Funktion bei vielen, nicht miteinander verwandten Arten liefert Hinweise auf ihre große Bedeutung bei der chemischen Kommunikation von Schmetterlingen.

Die bereits von PLISKE & EISNER (1969) für D. gilippus gezeigte

Übertragung von "dust" von den männlichen Duftpinseln auf die weiblichen Antennen während der Balz konnte im Rahmen meiner Arbeiten klar belegt und für andere Arten erweitert werden (vgl. Abb. 17). Durch die Übertragung und Deponierung von Pheromonen der männlichen Duftpinsel auf die Antennen der Weibchen mit Hilfe von Partikeln führt eine kurzzeitige Pheromonabgabe durch das Männchen zu einem offensichtlich lange andauernden Reiz für das Weibchen¹⁾. Der adaptive Wert der Verwendung von Vehikeln bei der sexuellen Kommunikation und der ihr zugrunde liegende Selektionsdruck ist noch nicht eindeutig erkennbar. Man kann sich aber vorstellen, daß eine Stimulation mit besonders flüchtigen Pheromonen durch die Verwendung von Partikeln effektiviert wird, aber auch, daß Partikel es ermöglichen, sogar schlecht flüchtige Substanzen als chemische Botenstoffe einzusetzen. Neben solchen möglichen Vorteilen scheinen aber auch Nachteile mit der Verwendung von Pheromon-Transfer-Partikeln verbunden zu sein. So ist z.B. anzunehmen, daß infolge der langfristigen Duftstoffabgabe der Partikel die Riechrezeptoren adaptieren. Bei der Pinselexpansion während der Balz geht sicherlich auch ein Großteil der Partikel verloren (kleine Oberfläche der Antennen, Wind, etc.); obwohl also nur ein Bruchteil der vom Männchen abgegebenen Partikel zu den weiblichen Antennen gelangt, können diese dennoch sehr dicht mit Partikeln beladen sein (vgl. Abb. 17C, D). Da eine Neubildung der cuticulären Partikel während des Imaginallebens nicht möglich ist und meist kein Partikel-Reservoir (wie es z. B. die Taschen von D. petiverana darstellen) vorhanden ist, muß auch erwartet werden, daß die Partikel die Anzahl der potentiell erfolgreichen Balzversuche limitieren. Schließlich sprechen meine Beobachtungen zur Balz von Euploea core amymone (ohne Partikel) und A. ochlea (mit Partikel) für einen Einfluß der (begrenzten Menge an) Partikel auf das Balzverhalten: Vor dem Kopulationsversuch führen die Männchen beider Arten über den Weibchen einen mehrere Minuten dauernden Hubflug aus. Während E. core-Männchen dabei mehrmals die Duftpinsel expandieren (vgl. Kap. 3.5.2.2.), expandieren A. ochlea-Männchen ihre

¹⁾ Bei A. niavius fand ich 4,5 Stunden nach Beginn der Kopula eine dichte Bedeckung der weiblichen Antennen mit Partikeln; es ist daher anzunehmen, daß die Partikel mindestens bis zum Ende der bis zu 6 Stunden dauernden Kopula auf den Antennen bleiben.

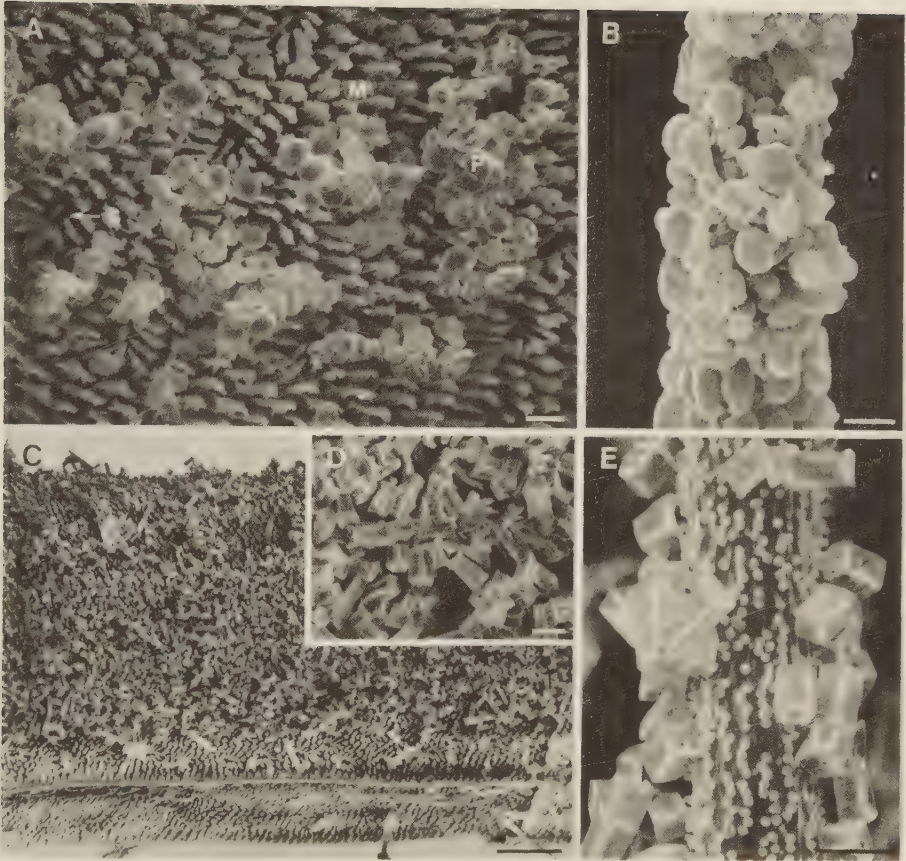


Abb. 17: Pheromon-Transfer-Partikel auf weiblichen Antennen von Amauris ochlea (A) und A. niavius (C, D) sowie Partikel auf den Haaren männlicher Duftpinsel von A. ochlea (B) und A. niavius (E).

Maßstab: A, B, D, E: 5 μm ; C: 50 μm

M : Mikrotrichien

P : Pheromon-Transfer-Partikel

S : Sensilla basiconica

(Die Antennen stammen von Weibchen in Kopula; bei nicht kopulierenden Weibchen sind keine Partikel vorhanden. Damit ist gezeigt, daß von den männlichen Duftpinseln bei der Balz Partikel auf die weiblichen Antennen übertragen werden.)

Duftpinsel nur einmal und zwar dann, wenn sie sich unmittelbar vor dem Kopulationsversuch auf das Weibchen 'fallengelassen' haben und sich ihr Abdomen in unmittelbarer Nähe der Antennen des Weibchens befindet.

Wie oben erwähnt, könnten Pheromon-Transfer-Partikel es ermöglichen, besonders flüchtige Pheromone gezielter zu übertragen oder aber besonders schlecht flüchtige Substanzen als Pheromone einzusetzen. Partikel eignen sich möglicherweise aber auch besonders in Verbindung mit Pheromonen, die nicht bzw. nicht nur unmittelbar das Verhalten steuern ("releaser-effects"), sondern "primer-effects" (z.B. Stimulation der Eiablage, Terminierung des weiblichen Lockverhaltens bei Heteroceren) bewirken. "Primer-effects" männlicher Pheromone sind nach Studien von BENZ & SCHMID (1968) und HENDRICKS & SHAVER (1975) wahrscheinlich, und bei der funktionellen Untersuchung von Pheromonen, die durch Partikel übertragen werden, sollte hierauf besonders geachtet werden.

Nicht nur die weite Verbreitung von Partikeln bei Lepidopteren verschiedenster Gruppen spricht für ihre Bedeutung, sondern bereits die Tatsache, daß innerhalb der Familie Danaidae mehrere (z.T. analoge) Typen der Partikel-Morphogenese entwickelt sind. Im Rahmen vergleichender REM-Studien (s.u.) zeigte es sich, daß die oben für A. ochlea, D. chrysippus und D. petiverana beschriebenen Typen auch bei weiteren Arten dieser Gattungen verwirklicht sind. Zusätzlich gibt es Arten, bei denen Partikel durch vollständiges Zerfallen spezieller Pinselhaare an präformierten Bruchstellen entstehen, dann ein anderer Haartyp die Partikel übernimmt und sie schließlich bei der Balz verstreut (Beispiel: A. niavius). Bei einer weiteren Gruppe von Arten werden Partikel durch Abbrechen von länglichen Pinselhaar-Vorsprüngen gebildet (Beispiel: D. sita). In den meisten Fällen kann aufgrund der Struktur der Partikel sogar die Danaiden-Spezies identifiziert werden, denn selbst bei gleicher Bildungsart unterscheiden sich die Partikel oft in Form, Größe und Oberflächenstruktur.

Allgemein kann davon ausgegangen werden, daß sich männliche Duftorgane bei Lepidopteren mehrmals unabhängig voneinander entwickelt

haben und daß sie in der Regel keine Rückschlüsse auf verwandschaftliche Beziehungen erlauben (ILLIG, 1902; BIRCH, 1970c; s. aber auch KÖHLER, 1900; BARTH, 1969; BIRCH, 1972).

Bei Danaiden ist die Ausprägung von Androconien allerdings ein Familienmerkmal, und es gibt eine Vielzahl von Beispielen, wo eine Artunterscheidung (im männlichen Geschlecht) aufgrund der Duftorgane einfacher ist als nach anderen Kriterien. Bei einem bereits ca. 40 Arten der Gattungen Amauris und Danaus erfassenden morphologischen Vergleich der männlichen Duftorgane - über den hier nicht detailliert berichtet werden soll - erwiesen sich die strukturellen Charakteristika als klassifikatorische Merkmale. A. ochlea, D. chrysippus und D. petiverana sind typische Vertreter von drei Hauptentwicklungslinien, und die oben für diese Arten beschriebenen Strukturelemente fanden sich bei allen Arten dieser Linien.

Bei dem Artenvergleich wurden besonders folgende Parameter ausgewertet (Beispiele s. Abb. 18):

- Die Lokalisation und makroskopische Ausprägung der alaren Organe (Kriterien sind Größe, Form (Fleck, Doppelfleck, Tasche), Lage bezüglich der Adern, etc.).
- Die mikroskopische Ausprägung der alaren Organe (Kriterien sind Morphometrie der Fleck-/Taschenschuppen, Dichte der Beschuppung, Struktur und Größe der Drüsenschuppen, Anzahl der Drüsenkissen, etc.).
- Die mikroskopische Ausprägung der abdominalen Organe (Kriterien sind Anzahl der Haartypen, Anzahl der Haare, Oberflächen- und Innenstruktur der Haare, Morphometrie der Haare, etc.).
- Pheromon-Transfer-Partikel (Kriterien sind der Mechanismus der Partikelproduktion, Partikelgröße und -struktur).

Da zwischen den strukturellen Charakteristika Korrelationen bestehen, ist es möglich, "Artengruppen" aufzustellen. Meine Klassifika-

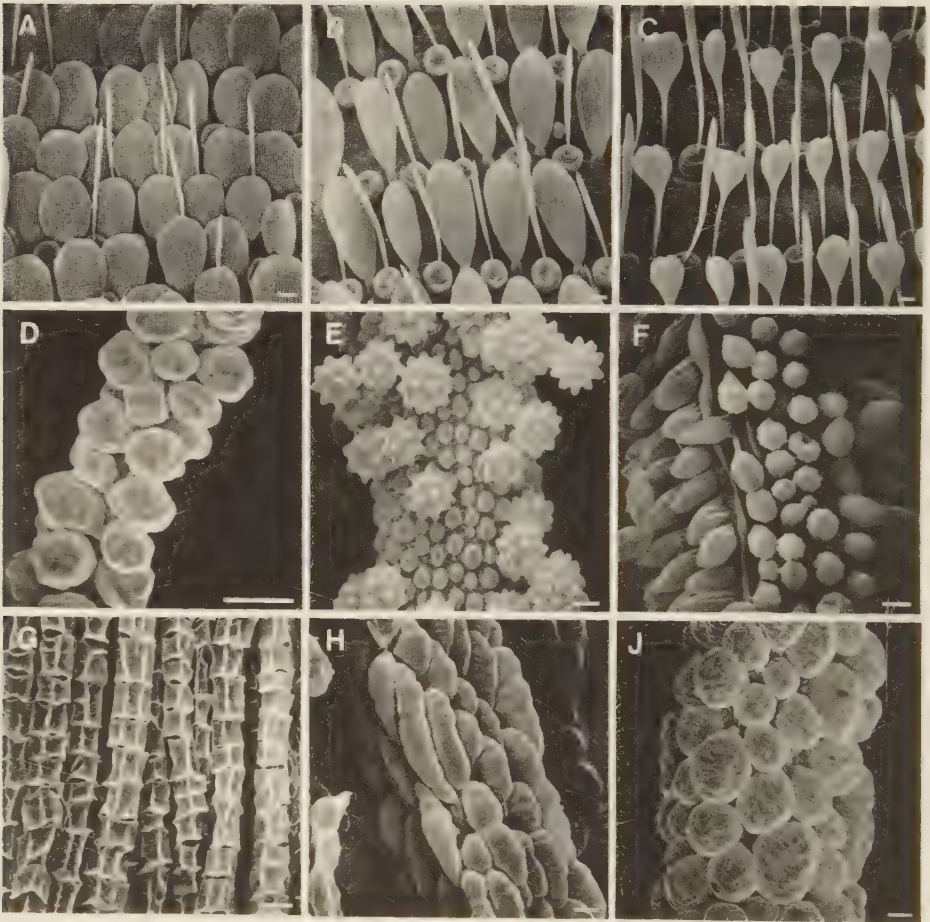


Abb. 18: Beispiele für arttypische Unterschiede von Strukturen der Duftorgane männlicher Danainae.

Maßstab: A - C: 10 μ m; D - J: 2 μ m

Flügel Flecken von Amauris tartarea (A), A. comovana (B) und A. nossima (C).

Partikelbildende Drüsenschuppe in den Flügel taschen von Danaus ishmoides (D); Duftpinselhaar von D. formosa mit in Flügel taschen produzierten Partikeln (E).

Partikelbildende Duftpinselhaare von D. sita (F), A. nia-vius (G), A. vashti (H) und A. hecate (J)

tion der Arten aufgrund der Morphologie der männlichen Duftorgane stimmt in mehreren Fällen nicht mit den vorliegenden Klassifikationen aufgrund 'klassischer Merkmale' überein (z.B. TALBOT, 1940; PETERS, 1952; CARCASSON, 1963). Allerdings liegt derzeit noch keine umfassende Systematik der Danaiden vor. Eine Diskussion meiner Ergebnisse mit den sich z. T. widersprechenden Klassifikationen erscheint deshalb nicht sinnvoll, besonders auch, weil die Familie Danaidae zur Zeit von R.I. VANE-WRIGHT und P.R. ACKERY (British Museum, Natural History, London) revidiert wird. Zwischen deren und meiner Klassifikation besteht nach vorläufigen Vergleichen eine weitgehende Übereinstimmung. Ohne die abschließenden Befunde der in Zusammenarbeit mit VANE-WRIGHT & ACKERY durchgeführten Untersuchung vorwegzunehmen, kann jedoch bereits festgestellt werden, daß männliche Duftorgane bei Danaiden wichtige Kriterien für eine phylogenetische Rekonstruktion dieser Falterfamilie darstellen.

Die oben beschriebenen morphologischen Befunde zeigen nicht nur die ausserordentliche Differenzierung der männlichen Duftorgane bei Danaiden, die vermuten läßt, daß ein besonderer Selektionsdruck auf der chemischen Kommunikation liegt, sondern sie bieten Voraussetzungen für topochemische Untersuchungen (s. Kap. 3.4.) und damit für detaillierte Verhaltenstest zur Funktion der männlichen Pheromone.

Biotests mit männlichen Pheromonen sind in der Regel ungleich schwieriger durchzuführen als z. B. mit weiblichen Lockstoffen. Dies gilt besonders für Tagfalter, weil hier die Weibchen meist weder ihre Paarungsbereitschaft signalisieren (z.B. durch Exponieren einer Lockdrüse), noch deutliche Verhaltensreaktionen zeigen. Demnach sind Informationen über die Funktionen chemischer Reize der Männchen nur durch Vergleich der Paarungschance verschieden behandelter Männchengruppen zu gewinnen. Entsprechende Studien führten MYERS & BROWER (1969) und PLISKE & EISNER (1969) durch, wobei allerdings nur der Einfluß des Duftpinsels überhaupt bzw. einer Pheromonkomponente berücksichtigt wurde. Für detailliertere Untersuchungen ist es erforderlich, die Chemie der Pheromone zu kennen und zu wissen, unter welchen Bedingungen welche Komponenten in welchen Organen vorkommen; erst dann sind gezielte Manipulationen von Versuchsmännchen für differenzierte Verhaltenstest möglich.

3.2. Pyrrolizidin-Alkaloide: Vorstufen für die Biosynthese der Pheromonkomponente Danaidon bei Danaus und Amauris

3.2.1. Einleitung

Bei mehreren Danaiden-Arten wurden drei volatile Hauptkomponenten als Dihydropyrrolizine charakterisiert (s.u. und Tabelle 3). Die biologische Bedeutung dieser Substanzen veranlaßte uns, die folgenden Trivialnamen vorzuschlagen (BOPPRE et al. 1978): 1. Danaidon für das Keton 6,7-dihydro-1-methyl-5H-pyrrolizin-1-on (Abb. 19A), welches bei vielen Arten der Gattungen Danaus und Amauris vorkommt, 2. Danaidal und 3. Hydroxy-Danaidal für 6,7-dihydro-5H-pyrrolizin-1-carboxaldehyd (Abb. 19B) bzw. 7-hydroxy-6,7-dihydro-5H-pyrrolizin-1-carboxaldehyd (Abb. 19C), welche besonders in der Gattung Euploea verbreitet sind.

Als MEINWALD et al. (1966) erstmals Duftpinsel-Extrakte männlicher Danaiden chemisch analysierten, entdeckten sie bei Lycorea ceres ein heterocyclisches, N-haltiges Keton ("Danaidon", Abb. 19A). Diese Substanz war aus dem Tierreich noch nicht bekannt, besitzt jedoch eine große strukturelle Ähnlichkeit zu Pyrrolizidin- (= Senecio-) Alkaloiden (PA) (vgl. Abb. 19A, D), die als sog. Sekundärstoffe in verschiedenen Pflanzengruppen verbreitet sind. MEINWALD et al. (1966) wiesen deshalb bereits damals darauf hin, daß das Danaidon von den Faltern möglicherweise nicht de novo synthetisiert wird. Diese Vermutung wurde später durch verschiedene Beobachtungen gestützt: Einerseits zeigte sich, daß im Freiland gefangene Männchen von Danaus gilippus und D. chrysippus über große Mengen an Danaidon auf ihren Duftpinseln verfügen, aber die Substanz fehlt gezüchteten Männchen völlig (MEINWALD et al., 1971, 1974). Andererseits wurde im Freiland mehrfach beobachtet, daß Danaiden (besonders die Männchen) von verschiedenen Pflanzen der Familien Asteraceae (= Compositae; Senecio, Eupatorium), Boraginaceae (Heliotropium, Tournefortia) und Fabaceae (= Leguminosae; Crotalaria) angelockt werden und an vertrockneten Pflanzenteilen saugen (z. B. BEEBE, 1955; MORRELL, 1955; EDGAR et al., 1973; ATKINS, 1974a, b; PLISKE, 1975b) (vgl. Tabelle 3). Den attraktiven Pflanzen sind Pyrrolizidin-Alkaloide als Inhaltsstoffe gemeinsam (BULL et al., 1968).

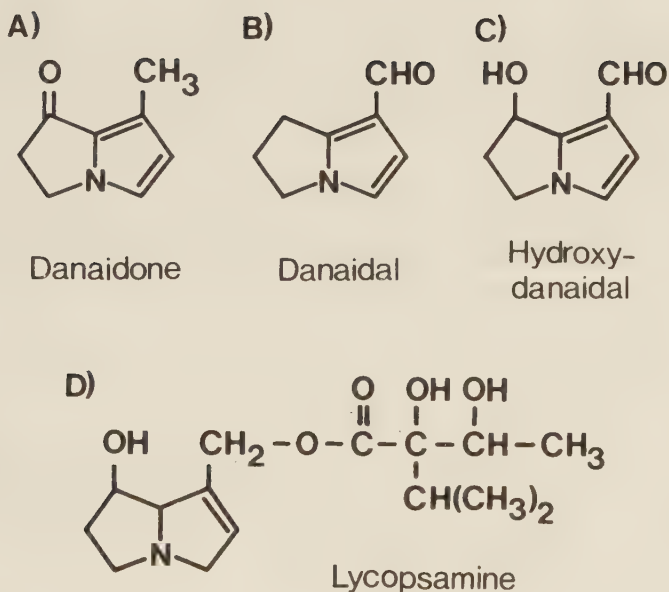


Abb. 19: Dihydropyrrolizine (A, B, C), die auf den Duftpinseln verschiedener Danaiden auftreten (vgl. Text), und das Pyrrolizidin-Alkaloid "Lycopsamin" (D) (aus z. B. Heliotropium steudneri)

(aus: BOPPRE et al., 1978; Anlage 8)

Diese Befunde regten uns zu Versuchsserien mit Danaus chrysippus an, mit denen wir nachweisen konnten, daß die Biosynthese der Pheromonkomponente Danaidon von der Aufnahme von Pyrrolizidin-Alkaloiden durch die adulten Männchen abhängig ist (SCHNEIDER et al., 1975; Anlage 2; s.a. EDGAR et al., 1973).

Bislang wurden im Freiland 13 Arten der Gattungen Danaus und eine Amauris-Spezies beim Saugen an PA-Pflanzen beobachtet (Tabelle 3); Danaidon ist als Pinselduft-Komponente für 11 von 15 untersuchten Arten dieser Gattungen nachgewiesen (Tabelle 3).

Im folgenden berichte ich über Beobachtungen zum Auffinden und zur Aufnahme von PA durch adulte Danaiden und über Experimente zu der Frage, ob es für Danaiden typisch ist, daß PA - wie bei D. chrysippus - essentielle Pheromon-Vorstufen sind.

3.2.2. Ergebnisse

Die hier zusammengestellten Beobachtungen betreffen Amauris albimaculata, A. ochlea, A. niavius, Danaus chrysippus, D. petiverana und Euploea core amymone sowie Pflanzenmaterial bzw. -extrakte von Heliotropium steudneri¹⁾ (Boraginaceae).

Für diese Arten waren sowohl vertrocknete Stengel, Blätter und Blütenstände als auch Extrakte vertrockneter Pflanzenteile attraktiv, und die Falter saugten daran. Das angebotene Pflanzenmaterial besaß für die Falter jedoch unterschiedliche Attraktivität, deren Ursache nicht erkennbar war. - Verschiedentlich wurde auch ein Saugen an lebenden Blättern und lebenden Blüten beobachtet, was vermutlich auf (PA-enthaltenden?) Honigtau bzw. Nektar zurückzuführen ist.

Das Auffinden der PA-Quelle erfolgt mit Hilfe des Geruchssinnes. Dies zeigen zum einen Beobachtungen, daß die Falter PA-Quellen gegen

¹⁾ H. steudneri enthält das Pyrrolizidin-Alkaloid Lycopsamin (Abb. 19D; s. SCHNEIDER et al., 1975).

Tabelle 3: Vorkommen von Dihydropyrrolizinen als Duftpinselformen bei Amauris und Danaus; Beobachtetes Saugen von Faltern dieser Gattungen an PA-enthaltenden Pflanzen

	Danaidon	Danaidal	Hydroxy-Danaidal	an PA-Pflanzen beobachtet
<u>Amauris</u>				
<u>albimaculata</u>	+ 15			
<u>echeria</u>	+ 15			
<u>niavius</u>	+ 15			+ 7
<u>ochlea</u>	+ 15			
<u>oscarus</u>	- 15			
<u>tartarea</u>	- 15			
<u>Danaus</u>				
<u>affinis</u>	+ 8,10	+ 8,10	- 8	+ 10
<u>agleoides</u>				+ 2
<u>aspasia</u>				+ 2
<u>chrysippus</u>	+ 9,14,15			+ 11,12,13,17
<u>eresimus</u>				+ 16
<u>ferruginea</u>	+ 18	+ 18	+ 18	
<u>formosa</u>	- 15			
<u>gilippus</u>	+ 6			+ 16
<u>hamatus</u>	+ 8,10	- 8	+ 8,10	+ 10,11,12,13
<u>limniace</u>				+ 11
<u>melaneus</u>				+ 2
<u>melissa</u>				+ 2
<u>petiverana</u>	+ 15			
<u>plexippus</u>	- 5,8	- 8	- 8	+ 1,10,12,16
<u>pumilus</u>			+ 10	
<u>sita</u>				+ 2
<u>vulgaris</u>				+ 2

- 1 BEEBE, 1955
- 2 MORRELL, 1955
- 3 MEINWALD & MEINWALD, 1966
- 4 MEINWALD et al., 1966
- 5 MEINWALD et al., 1968
- 6 MEINWALD et al., 1969
- 7 SEVASTOPULO, 1969
- 8 EDGAR et al., 1971
- 9 MEINWALD et al., 1971

- 10 EDGAR et al., 1973
- 11 AMLADI, 1974
- 12 ATKINS, 1974a
- 13 ATKINS, 1974b
- 14 EDGAR & CULVENOR, 1974
- 15 MEINWALD et al., 1974
- 16 PLISKE, 1975
- 17 SCHNEIDER et al., 1975
- 18 EDGAR, 1975

den Wind anfliegen, vor allem aber auch, daß nicht nur Pflanzenmaterial sondern auch Rohextrakte und gereinigte Extrakte attraktiv sind. Diese Verhaltensbeobachtungen werden ergänzt durch die in elektrophysiologischen Tests nachgewiesene Riechwirksamkeit von Lycopsamin (s. SCHNEIDER et al., 1975; Anlage 2).

Der Befund, daß die Falter fast ausschließlich vertrocknetes aber wieder angefeuchtetes Pflanzenmaterial aufsuchen und daran saugen (SCHNEIDER et al., 1975), konnte nicht bestätigt werden. Vielmehr wurde festgestellt, daß die Falter über ihren Rüssel Flüssigkeit abgeben, mit deren Hilfe Alkaloide aus dem Pflanzengewebe lösen und die Lösung wieder aufnehmen. Die Flüssigkeitsabgabe ist makroskopisch sichtbar. Die Falter geben entweder an der Rüsselspitze Tropfen ab oder sie scheiden im medianen Bereich des Rüssels Flüssigkeit aus, die schließlich als Tropfen zur Rüsselspitze rinnt (Abb. 20). Die abgesonderte Flüssigkeitsmenge ist so groß, daß auf den Pflanzen feuchte Flecken entstehen. Diese feuchten Stellen sind für andere Individuen besonders attraktiv. Die Chemie des 'Lösungsmittels' ist unbekannt; da jedoch nur solche Falter 'spucken', die vorher Nahrung oder Flüssigkeit (Pfützen im Gewächshaus) aufgenommen hatten, ist es wahrscheinlich, daß Mageninhalt regurgitiert wird.

Die Falter besuchen während ihrer gesamten Lebenszeit wiederholt PA-Pflanzen. Nach dem Niederlassen auf dem Pflanzenmaterial laufen die Falter umher und betasten Stengel und Blätter mit ihren Antennenspitzen und mit dem Rüssel. An bestimmten Stellen, die sich äußerlich nicht von anderen unterscheiden, bleiben sie sitzen und scheiden Flüssigkeit aus. Sie saugen dann ohne Unterbrechung bis zu 50 Minuten an einer Stelle, erscheinen dabei wie betäubt und lassen sich durch Umweltveränderungen kaum stören.

An den PA-Quellen wurden besonders Männchen angetroffen, jedoch konnten von allen Arten auch Weibchen an den Pflanzen beobachtet werden.

Von jeder der genannten Arten (E. core amymone s. Kap. 3.5.) wurden Haarpinselextrakte von Männchen mit Zugang zu PA und von Männchen ohne Zugang zu PA einzeln chromatographisch untersucht. Jede Grup-



Abb. 20: Männchen von Danaus chrysippus beim Applizieren von Flüssigkeitstropfen (Pfeile) auf vertrocknetes Heliotropium (A, C) und Männchen von Euploea core amymone an einem vertrockneten Stengel von Senecio (B).

pe bestand aus 12 - 16 4 - 20 Tage alten Männchen. Während in keiner der Proben von Faltern ohne Zugang zu PA Danaidon nachzuweisen war (Nachweisgrenze ca. 0,05 μ g), enthielten alle Proben von Faltern mit Zugang zu PA Danaidon. Die festgestellten Mengen dieser Substanz variierten - unabhängig von der Spezies - von 7 μ g bis zu 190 μ g.

3.2.3. Diskussion

Meine Ergebnisse zeigen, daß nicht nur Männchen von Danaus chrysippus, sondern auch von D. petiverana, Amauris albimaculata, A. ochlea und A. niavius Pyrrolizidin-Alkaloide als Pheromon-Vorstufen verwenden. Damit erhärtet sich die Vermutung, daß die PA-Abhängigkeit für alle Danaidon produzierenden Danaiden-Arten typisch ist. Allerdings kann hieraus nicht gefolgert werden, daß alle Arten, die PA-Pflanzen aufsuchen und daran saugen, Dihydropyrrolizine als Pheromonkomponenten besitzen. So verfügt D. plexippus nicht über Danaidon (MEINWALD et al., 1968; EDGAR et al., 1971), obwohl die Falter PA aufnehmen. Dieser Befund weist wie die Beobachtung, daß auch weibliche Danaiden gelegentlich an PA-Pflanzen saugen, darauf hin, daß PA nicht ausschließlich der Pheromonbiosynthese dienen. Wie ich unten berichte, werden PA von den Faltern auch gespeichert (vermutlich als Schutz vor Freßfeinden; s. Kap. 3.6.).

Die große individuelle Variation im Danaidon-Gehalt der Duftpinsel erklärt sich wahrscheinlich aus mehreren Faktoren, von denen einige auch für die unterschiedliche Attraktivität des Pflanzenmaterials verantwortlich sind:

- Der PA-Gehalt der Pflanzen ist sehr verschieden (BULL et al., 1968);
- PA werden für die Falter erst durch das Vertrocknen der Pflanzen zugänglich - vermutlich durch Zerstörung der Zellen; deshalb haben mindestens Art und Geschwindigkeit des Trocknungsprozesses sowie das Alter des vertrockneten Materials einen Einfluß auf die Menge an von außen zugänglichen PA;

- Die von Danaiden besuchten Pflanzen-Spezies enthalten PA unterschiedlicher Struktur; meistens treten verschiedene PA zusammen auf (BULL et al., 1968). Möglicherweise bevorzugen die verschiedenen Danaiden-Arten verschiedene PA-Typen bzw. können nicht alle PA-Typen von dem Enzymsystem der Danaiden gleich effektiv in Danaidon umgewandelt werden.
- Die aufgenommenen PA werden nicht nur zur Danaidon-Biosynthese verwendet, sondern auch gespeichert (vgl. Kap. 3.6.).
- Mindestens bei D. chrysippus ist die Danaidon-Biosynthese in physiologisch normalen Mengen auch von Kontakten zwischen den abdominalen Duftpinseln und den alaren Drüsenorganen abhängig (vgl. Kap. 3.3.).

Zur quantitativen Beschreibung der Beziehungen zwischen Danaiden und PA-Pflanzen sind Experimente erforderlich, bei denen die Falter definierte Mengen PA bekannter Struktur erhalten und bei denen neben der Bestimmung der Danaidon-Mengen in den Duftorganen die PA-Speicherung und Kontakte zwischen Pinseln und Flügelorganen berücksichtigt werden müssen. Solche Untersuchungen sind bislang nicht möglich, da reine PA nicht in genügend großer Menge zur Verfügung stehen.

Schließlich ist zu berücksichtigen, daß man im Gewächshaus die natürlichen Bedingungen zum Auffinden der PA-Pflanzen (und zum Auslösen von Kontakt-Verhalten) nur begrenzt simulieren kann. Diese Tatsache und die beobachtbare unterschiedliche Aktivität und Vitalität der Versuchsfalter mögen weitere Ursachen für die großen individuellen Unterschiede im Danaidon-Gehalt der Duftpinself sein.

Es ist gesichert, daß PA und nicht andere volatile Stoffe der betreffenden Pflanzen die Danaiden anlocken und zum Saugen stimulieren. Dennoch bleibt offen, ob die intakten PA-Moleküle oder deren Derivate (etwa das heterocyclische Bruchstück des Esters) den auslösenden Geruchsreiz darstellen. Bislang ist nicht bekannt, in welcher Form die Stoffe im gasförmigen Zustand vorliegen.

3.3. Kontakte zwischen abdominalen und alaren Duftorganen: Eine weitere Voraussetzung für die Danaidon-Biosynthese bei Danaus chrysippus Männchen ¹⁾

3.3.1. Einleitung

Bei unseren Untersuchungen zur Vorstufenabhängigkeit der Biosynthese von Danaidon bei Danaus chrysippus (SCHNEIDER et al., 1975; siehe auch Kap. 3.2.) verglichen wir Männchen mit Zugang zu Pyrrolizidin-Alkaloiden (PA) mit solchen ohne Zugang zu PA bezüglich der Chemie und der elektrophysiologischen Wirksamkeit der Duftpinsel. Die drüsigen Hinterflügeltaschen (s. Kap. 3.1.2.2.) blieben dabei unberücksichtigt.

Bereits 1877 vermutete F. MÜLLER Interaktionen zwischen den Haarpinseln und den Flügeltaschen:

"The position and shape of the sexual cavities is such, that the extremity of the abdomen might easily be applied to them, and as the hairs of the abdominal organ unite in the form of a brush, it would not be impossible or even difficult, to introduce them into the depths of the cavity." (MÜLLER, 1877a).

Inzwischen wurden solche Kontakte zwischen abdominalen und alaren Duftorganen bei einigen Danaiden-Arten beobachtet; unabhängig vom Paarungsverhalten führen Danaus-Männchen ihre Haarpinsel in die Flügeltaschen ein (Abb. 21), während Amauris-Männchen einen Teil ihrer komplexen Haarpinsel mit den Flügelflecken in Kontakt bringen (siehe Abb. 2) (Lit. siehe bei BROWER & JONES, 1965; SEIBT et al., 1972).

Die Funktion der Flügeldrüsen und die Bedeutung der Kontakte zwischen den Haarpinseln und diesen Organen konnte bislang keine der

¹⁾ Die hier dargestellten Ergebnisse wurden bereits veröffentlicht: BOPPRÉ, M., R.L. PETTY, D. SCHNEIDER, and J. MEINWALD: Behaviorally Mediated Contacts between Scent Organs: Another Prerequisite for Pheromone Production in Danaus chrysippus Males (Lepidoptera). J. comp. Physiol. 126, 97-103, 1978. (Anlage 8)

experimentellen Untersuchungen klären (BROWER & JONES, 1965; PLISKE & EISNER, 1969; SEIBT et al., 1972; MYERS, 1972).

Im folgenden berichte ich über Untersuchungen zu der Frage, ob die Flügeltaschen an der Biosynthese von Danaidon auf Pyrrolizidin-Alkaloiden beteiligt sind.

3.2.2. Ergebnisse

3.2.1. Verhalten

Bei Danaus chrysippus-Männchen traten Pinsel-Taschen-Kontakte (im folgenden: "Kontakte") zu jeder Tageszeit auf, jedoch bevorzugten die Falter sonnige Morgenstunden. Sie lassen sich hierzu an exponierten Orten nieder, gewöhnlich solchen, die direkt von der Sonne beschienen werden. Unmittelbar vor dem Einführen der Haarpinsel in die Flügeltaschen drehen die Männchen den Kopf und zeigen Zuckungen in den terminalen Abdominal-Segmenten. Sie klappen die Flügel zusammen und bewegen die Vorderflügel nach vorn. Die Abdomenspitze ist jetzt nach dorsal gekrümmt und erreicht die Öffnungen der Flügeltaschen. Schließlich werden die beiden Haarpinsel synchron in die Taschen ausgestülpt und für einige Sekunden so gehalten (Abb. 21). Im Inneren der kleinen Taschen können die Pinsel nicht wie bei der Balz zu Strahlenkugeln expandiert werden. Die Haare bleiben aber auch dann als Bündel zusammen, wenn die Taschen ausgestanzt sind; das zeigt, daß die Männchen das Expandieren der Pinsel dosieren können.

Meine Beobachtungen von Pinsel-Taschen-Kontakten bestätigen im wesentlichen die von BROWER & JONES (1965) bei D. gilippus xanthippus.

3.3.2.2. Chemie

Tabelle 4 zeigt Mittelwerte der durch Gaschromatografie nachgewiesenen Mengen an Danaidon in Extrakten von Haarpinseln und Flügel-



Abb. 21: Kontakt-Verhalten bei Danaus.

Männchen von D. chrysippus, während es die abdominalen Duftpinsel in die Flügeltaschen eingeführt hat. Zur Demonstration wurde ein Loch in die Unterseite der Flügeltasche geschnitten, durch das ein Duftpinsel erscheint (Pfeil).

Tabelle 4: Danaidon-Gehalt der Duftpinselfeln und Flügeltaschen von Danaus chrysippus Männchen aus verschiedenen Versuchsgruppen.

(aus: BOPPRE et al., 1978; Anlage 8)

Table 1. Amounts of danaidone detected by GLC analyses in extracts of hairpencils and wing pockets of males which varied with respect to i) access to pyrrolizidine alkaloids and ii) contacts between abdominal and alar glands. Detection limit: 0.05 µg. The values for groups A and B originate from combined extracts of 5 (3) males, those for groups C, D, E, and G from extracts of pairs of hairpencils or wing pockets of individual males. In group F, individual scent organs rather than pairs were analysed; the measured amounts are doubled in the Table in order to facilitate the comparison with other groups

Group	No. of males	Food	Contacts between hairpencils and wing pockets?	Amount of danaidone (µg/male)			
				On hairpencils		In wing pockets	
				Range	Average	Range	Average
A	5	Sugar/honey water and access to withered	Yes	—	145	—	9
B	3	<i>Heliotropium</i> plants	No	—	0	—	9
C	10	Sugar/Honey water only	Yes	—	0 ^a	—	0 ^a
D	11	Sugar/Honey water and access to withered	Yes	16 -163	84	2.1 -13	6.1
E	10	<i>Heliotropium</i> plants	No	—	0 ^a	0.8- 5.1	4.5
F	8		Yes	14 -303	123	2.6-11	5.2
			No	0.6 -2.3 ^b	< 1 ^b	—	—
G	19	(Probably nectar and pyrrolizidine alkaloids)	(Probably yes)	31 -420	212	0.9-11	3.6

^a Small danaidone peaks, amounting to less than 0.6 µg per insect, were observed in chromatograms of four individuals. These traces are most likely due to alkaloid contamination occurring in insect cages or to danaidone contamination during sample preparation

^b Traces of danaidone on these uncontacted hairpencils obviously originate from the contacted hairpencils; due to the location of the hairpencils in the abdomen, the two organs come into contact when protruded

taschen verschiedener Versuchsgruppen. Diese unterschieden sich einerseits bezüglich des Zugangs zu Pyrrolizidin-Alkaloiden (PA), andererseits bezüglich der Möglichkeit, Kontakte herzustellen. Bei einer Gruppe waren Kontakte nur auf einer Körperseite möglich.

Für das Auftreten von Danaidon auf den Duftpinseln, zeigen diese Daten:

1. Kontakte sind ohne Wirkung, wenn die Männchen keinen Zugang zu PA hatten (Gruppe C).
2. Die Haarpinsel von Faltern, welche Zugang zu Alkaloidpflanzen hatten, enthalten nur dann Danaidon, wenn Kontakte möglich waren (vgl. Gruppe A und D mit B und E).
3. Die Möglichkeit, daß das Fehlen von Danaidon auf den Duftpinseln (siehe 2) durch einen anderen Faktor als die fehlenden Kontakte begründet ist (z.B. durch ungenügende Aufnahme von PA), ist durch die Experimente mit Gruppen F ausgeschlossen: Danaidon trat nur auf den Pinseln der Körperseite auf, an der Kontakte möglich waren.
4. Die Individuen unterscheiden sich sehr im Gehalt an Danaidon (Gruppen D, E, F).

Das Auftreten von Danaidon in den Flügeltaschen hat ebenfalls die Aufnahme von PA zur Voraussetzung (vgl. Gruppe C mit den anderen). Allerdings tritt Danaidon in den Flügeltaschen unabhängig von Kontakten auf, wenn auch in allen Fällen in geringen Mengen.

Im Freiland gefangene Männchen (die vermutlich PA aufgenommen und Kontakte zwischen den Drüsenorganen hergestellt hatten) besitzen im Durchschnitt wesentlich mehr Danaidon auf den Haarpinseln, als vergleichbare gezüchtete Männchen (vgl. G mit A, D, F). In beiden Gruppen findet sich eine große Streuung zwischen den Individuen. Auch die Flügeltaschen von im Freiland gefangenen Männchen enthalten - wie die der gezüchteten Männchen - nur geringe Danaidon-Mengen.

Während in Tabelle 4 Mittelwerte zusammengestellt sind, gibt die Abb. 22 Danaidon-Mengen individueller Männchen an; hier zeigt sich, daß zwischen der Menge von Danaidon auf den Haarpinseln und der in den Flügeltaschen keine Korrelation besteht. Ein Männchen mit einer großen Menge Danaidon auf den Haarpinseln hat also weder besonders viel, noch besonders wenig Danaidon in den Flügeltaschen.

Gaschromatogramme von Haarpinsel-Extrakten (Abb. 23) zeigen einen prominenten Peak (Danaidon, Retentionszeit = 3.21 Min.) und drei kleine Peaks, von denen einer ein terpenoides Diol (E-3,7-dimethyloct-2-en-1,8-diol; Retentionszeit = 5.48 Min.) darstellt. Die anderen beiden Peaks sind noch nicht identifiziert. Gaschromatogramme von Flügeltaschen-Extrakten zeigen unabhängig von Kontakten nur den Danaidon-Peak.

3.3.3. Diskussion

In der Literatur finden sich eine Reihe von Hypothesen, die versuchen, die Funktion(en) der Flügeltaschen bzw. der Kontakte zwischen Duftpinseln und Flügeltaschen zu erklären. Die ursprünglichen Hypothesen lauten (vgl. Übersichten von BROWER et al., 1965, und BROWER & JONES, 1965):

- A. Die Flügeltaschen produzieren eine duftende Substanz und die Haarpinseln verteilen sie (MÜLLER, 1877b).
- B. Die Flügeldrüsen und die abdominalen Drüsen produzieren zwei verschiedene volatile Substanzen, die - wenn sie miteinander vermischt werden - das charakteristische "perfume" der Art ergeben (ELTRINGHAM, 1929; LATTER & ELTRINGHAM, 1935).

BROWER & JONES (1965) versuchten als erste, die Bedeutung des Kontakt-Verhaltens durch Experimente zu klären; ihre Studie erbrachte jedoch keine klaren Ergebnisse und ist zudem methodisch anfechtbar (s. BOPPRE et al., 1978).

PLISKE & EISNER (1969) (siehe auch PLISKE, 1968) entfernten die Flügeltaschen von frisch geschlüpften *D. gilippus*-Männchen und fanden, daß die Taschen weder das Auftreten von Danaidon, noch das

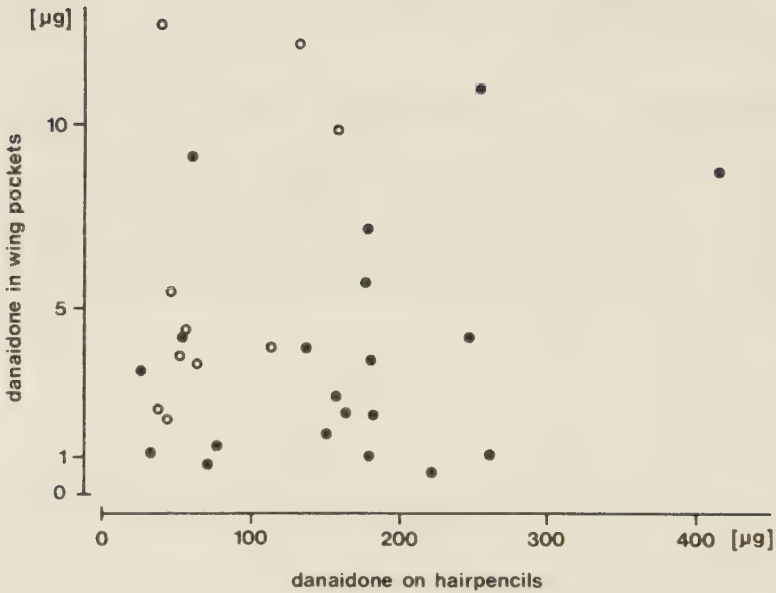


Abb. 22: Danaidon-Gehalt von Duftpinseln und Flügeltaschen von 30 individuell analysierten Danaus chrysippus Männchen.

● : Freiland-Männchen (Gruppe G); ○ : gezüchtete Männchen (Gruppe D).

(Beachte die unterschiedliche Skalierung der Achsen!)

(aus: BOPPRE et al., 1978; Anlage 8)

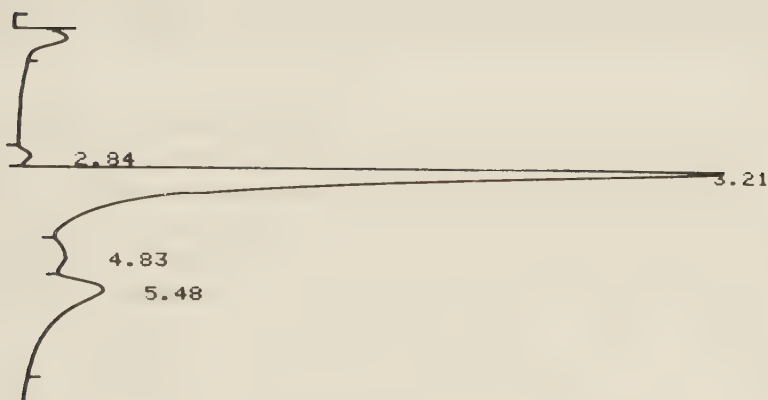


Abb. 23: Chromatogramm eines Duftpinselextraktes von Danaus chrysippus. (Säule: OV-1; 150° C, isothermal) Vgl. Text. Zahlen geben die Retentionszeiten in Minuten an. Reproduktion einer Original-Aufzeichnung.

(aus: BOPPRÉ et al., 1978; Anlage 8)

Balzverhalten oder die "sexual potency" der Männchen beeinflussen. Dieser Widerspruch zu meinen oben genannten Ergebnissen ist jedoch methodisch erklärbar: PLISKE "peeled the structure off the upper lamella of the wing with forceps" (PLISKE, 1968). Sehr wahrscheinlich wurden bei diesem Verfahren die Drüsen nur unvollständig entfernt und konnten nach wie vor ihre Funktion erfüllen.

SEIBT et al. (1972) versuchten, das Auftreten von Kontakt-Verhalten mit dem Danaidon-Mangel gezüchteter *Danaus chrysippus*-Männchen zu korrelieren und führten elektrophysiologische Tests und dünnsschicht-chromatographische Analysen durch. Da zu dieser Zeit die Alkaloid-abhängigkeit der Danaidon-Biosynthese noch nicht bekannt war, trugen diese Versuche jedoch nicht zur Klärung der Funktion der Taschen bei.

Meine Ergebnisse bestätigen, daß die Alkaloid-Aufnahme eine unverzichtbare Voraussetzung für die Danaidon-Biosynthese ist. Ferner zeigen die Experimente, daß das Kontakt-Verhalten für das Auftreten von Danaidon auf den Duftpinseln eine zweite, ebenfalls unverzichtbare Voraussetzung darstellt. Demgegenüber enthalten die Flügeltaschen nach Aufnahme von PA durch die Imagines - unabhängig von Kontakt-Verhalten - immer kleine Mengen Danaidon. Das bedeutet, daß ein Männchen nur dann physiologisch normale Mengen an Danaidon (gemessen an im Freiland gefangenen Männchen) synthetisieren kann, wenn es die Duftpinsel mit den Flügeltaschen in Kontakt bringen kann.

Meine Analysen von Duftorganen einzelner Männchen erlauben eine genaue Bestimmung der Danaidon-Mengen bei *D. chrysippus* und zeigen - im Gegensatz zu den früher gewonnenen Mittelwerten anhand von Summenextrakten (z.B. MEINWALD et al., 1971) - die Variation des Danaidon-Gehalts. Die beobachtete große individuelle Variation im Danaidon-Gehalt der Duftpinsel ist nicht verwunderlich, weil sowohl ökologische als auch ethologische Faktoren an der Biosynthese dieser Substanz beteiligt sind. Ferner sind im Freiland gefangene Männchen unterschiedlich alt und haben wahrscheinlich bereits Danaidon verloren, weil sie Danaidon-enthaltende Partikel während der Balz verstreuen (vgl. Kap. 3.1.).

Das Ergebnis, daß die Höchstmenge an Danaidon bei Versuchsmännchen kleiner ist als die der Freilandmännchen, läßt sich auf die nicht optimalen Laborbedingungen zurückführen (vgl. Kap. 3.2.).

Bislang steht nur fest, daß Kontakte zwischen Duftpinseln und Flügeltaschen für die Biosynthese von Danaidon in normaler Menge erforderlich sind. Der genaue Biosynthese-Mechanismus ist noch nicht bekannt. Hierzu sind nach meinen Ergebnissen zwei Mechanismen (A, B) denkbar (vgl. Abb. 24):

- A) Das aufgenommene Alkaloid wird über Darm und Blut zu den Flügeltaschen transportiert und dort enzymatisch in Danaidon umgewandelt. Die Haarpinsel nehmen wiederholt das Endprodukt auf und reichern es somit an.
- B) Nur ein kleiner Teil des aufgenommenen Alkaloids erreicht die Flügeltaschen und wird dort in Danaidon umgewandelt. Die Hauptmenge des Alkaloids akkumuliert in den Haarpinseln und wird dort als Folge des Kontakt-Verhaltens in großem Umfang in Danaidon umgewandelt; beim Kontakt-Verhalten kommt Enzym der Flügeltaschen mit Alkaloid der Duftpinzel zusammen.

Mechanismus A würde implizieren, daß die Flügeltaschen als Danaidon-Reservoir fungieren. Falls die Danaidon-Biosynthese nicht durch die Akkumulation des Danaidons gehemmt wird, sind in den Flügeltaschen große Mengen Danaidon zu erwarten. Dies gilt besonders für diejenigen Individuen, bei denen keine Pinsel-Taschen-Kontakte stattfinden konnten. Die in den Flügeltaschen nachweisbaren Danaidon-Mengen sind jedoch in allen Fällen sehr klein; außerdem ist eine Hemmung der Biosynthese durch Danaidon-Akkumulation in den Taschen unwahrscheinlich. Demnach muß der Mechanismus B als der wahrscheinlichere gelten. Für den Mechanismus B sprechen auch Beobachtungen von EDGAR & CULVENOR (1974), die nicht-umgewandeltes Alkaloid in Haarpinsel-extrakten fanden. Zur Klärung des Biosynthese-Mechanismus sind jedoch weitere Untersuchungen erforderlich.

Die vorliegenden Informationen zeigen erneut die Komplexität des männlichen Pheromonsystems bei Danaiden: Vor der Balz müssen D. chrysippus-Männchen (und höchstwahrscheinlich viele andere Danaiden-Arten) vertrocknete, PA-enhaltende Pflanzen aufsuchen; sie müssen dann die Alkaloide lösen und aufnehmen; schließlich müssen sie mechanische Kontakte zwischen abdominalen und alaren Drüsen

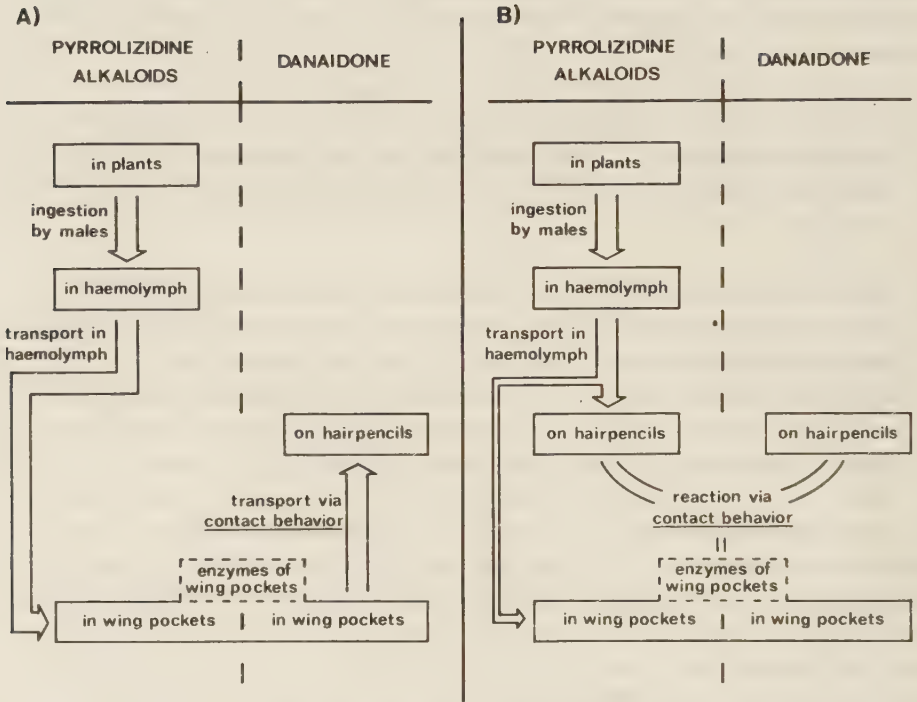


Abb. 24: Zwei mögliche Mechanismen zur Erklärung der beobachteten Effekte des Kontakt-Verhaltens auf die Danaidon-Biosynthese. Vgl. Text

(aus: BOPPRE et al., 1978; Anlage 8)

herstellen, um das für einen Balzerfolg essentielle Danaidon synthetisieren zu können.

Es bleibt unklar, weshalb zwei Drüsensysteme und ein spezielles Verhalten für die Danaidon-Biosynthese erforderlich sind. Mehrteilige Androconien wurden zwar von verschiedenen Tag- und Nachtfalter-Arten beschrieben (siehe z.B. CLEARWATER, 1975a), aber nur von den Eulenfaltern Mamestra configurata und Pseudaletia separata ist mehr als eine morphologische Beschreibung der Organe bekannt (siehe CLEARWATER, 1975b, und dort angegebene Lit.). Bei Mamestra produziert eine Drüse die Pheromon-Vorstufe (α -Phenyläthylglykosid), die zu den drüsigen Haarpinseln geleitet wird. Die basalen Zellen der Haarpinsel stellen vermutlich das Enzym α -Glykosidase bereit, welches für die Umwandlung der Vorstufe zum Pheromon (Phenyläthanol) erforderlich ist. In diesem Fall ist die Interaktion der Produkte zweier Drüsen eine Voraussetzung für die Pheromon-Biosynthese, aber - im Gegensatz zu den Danaiden - werden Kontakte zwischen diesen Drüsen nicht durch ein komplexes Verhalten hergestellt. Die Interpretation, daß Mamestra zwei Drüsen benötigt, da das Pheromon ein Zellgift ist, kann nicht auf die Danaiden übertragen werden. Pyrrolizidin-Alkaloide haben schädliche Effekte für Vertebraten (SCHOENTHAL, 1968; BULL et al., 1968; MC LEAN, 1970; MATTOCKS, 1973), es ist aber nicht bekannt, ob sie auch einen Einfluß auf Invertebraten haben. Danaiden tolerieren sie jedoch nicht nur, sondern speichern sie sogar (vgl. Kap. 3.6.).

3.4. Vergleichende chemische Analysen der Duftstoff-Bouketts bei Amauris und Danaus

3.4.1. Einleitung

In den letzten 10 Jahren wurden Extrakte männlicher Duftpinsel verschiedener Danaiden-Arten chemisch untersucht (MEINWALD et al., 1974; EDGAR, 1975; in diesen Arbeiten zitierte Lit.). Diese Analysen waren im wesentlichen darauf ausgerichtet, das Vorhandensein oder das Fehlen von Dihydropyrrrolizinen (vgl. Abb. 19) nachzuweisen. Obwohl Substanzen dieser Gruppe vielfach die quantitative Hauptkomponente des Pinselduftes ausmachen, treten immer mehrere zusätzliche Komponenten auf. Bisher wurde ein Acetophenon (MEINWALD et al., 1974) sowie verschiedene Terpenoide, Fettsäuren und Ester identifiziert (MEINWALD & MEINWALD, 1966; MEINWALD et al., 1969a, b, 1971). Diese 'Zusatzstoffe' können verschiedene wichtige Funktionen erfüllen; die langkettigen Alkohole und Ester, welche visköse Öle sind, scheinen als Fixative der Pheromone zu dienen (PLISKE & EISNER, 1969); andere Stoffe könnten einzeln oder als Boukett der Arterkennung dienen oder andere intraspezifische Signale übermitteln.

Es ist das Ziel noch nicht abgeschlossener Untersuchungen, die Duftstoff-Bouketts verschiedener Danaiden-Arten chemisch zu charakterisieren, um die Funktion der Komponenten in elektrophysiologischen und ethologischen Tests feststellen zu können. Im folgenden berichte ich über einige der bereits vorliegenden Ergebnisse.

3.4.2. Ergebnisse und Diskussion

Bei Amauris ochlea ¹⁾ konnten wir 7 volatile Substanzen charakterisieren (Abb. 25, Tabelle). Ihre elektrophysiologische Wirksamkeit, vor allem aber auch ihre topochemische Verteilung auf dem morphologisch komplexen Pinselapparat (vgl. Kap. 3.1.2.1.) (Abb. 25) unter-

¹⁾ Über A. ochlea wurde bereits berichtet: PETTY, R.L., M. BOPPRÉ, D. SCHNEIDER, and J. MEINWALD: Identification and localization of volatile hairpencil components in male Amauris ochlea butterflies (Danidae). Experientia 33, 1324 - 1326, 1977. (Anlage 5)

Volatile components from *Amauris ochlea* hairpencils

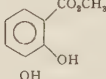
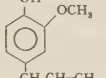
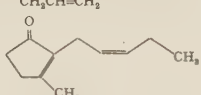
Formula (cf. figure 1)	Name	Structure	Approximate amount (µg) per male
I	n-Octanal	$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_7\text{CHO}$	< 0.1
II	n-Nonanal	$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_8\text{CHO}$	1.5
III	Hex-3-enoic acid	$\text{CH}_3\text{CH}_2\text{CH}=\text{CHCH}_2\text{CO}_2\text{H}$	30
IV	Methyl salicylate		< 0.1
V	Eugenol		0.6
VI	cis-Jasmone		0.3
VII	2,3-Dihydro-7-methyl-1H-pyrrolizin-1-one		< 0.1



Fig. 1. Gas chromatogram of an extract of *Amauris ochlea* hairpencils. Components identified are designed by Roman numerals.

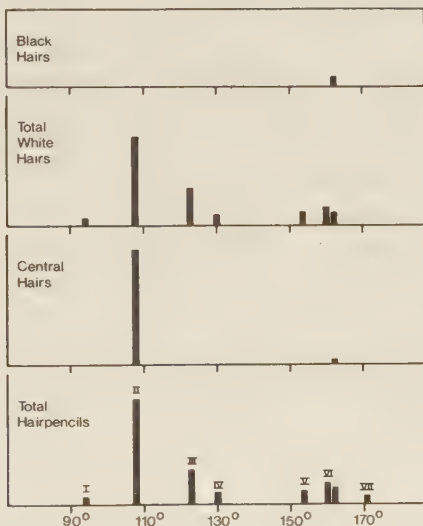


Fig. 3. Schematic representation of chromatograms of hairpencil parts. Line heights indicate relative peak heights (not areas) within each chromatogram; equal heights of the same component in different chromatograms do not necessarily imply equal amounts. The peak appearing between peaks VI and VII was not identified. Compound VII, although present in the whole hairpencil extracts, could not be detected in extracts of separated hairpencil parts, possibly due to distribution in undetectable small amounts over all of the hairpencil parts.

Abb. 25: Komponenten in Duftpinsel-Extrakten von *Amauris ochlea* Männchen (Tabelle), Gaschromatogramm eines Pınselextaktes (Fig. 1) und Schema der Verteilung der Substanzen auf verschiedenen Haartypen (Fig. 3).

(aus: PETTY, BOPPRÉ, SCHNEIDER, & MEINWALD, 1977; Anlage 5)

stützen die Vermutung, daß es sich bei den Stoffen um Pheromon handelt.

In Zusammenarbeit mit Dr. W. SCHÄFER (MPI für Biochemie, Martinsried) werden zur Zeit Duftpinselextrakte weiterer Arten untersucht. Gaschromatogramme von Duftpinselextrakten im Freiland gefangener Männchen von Amauris albimaculata, A. niavius, A. echeria, Danaus chrysippus, D. petiverana und D. formosa zeigen nicht nur, daß jeweils mehrere volatile Komponenten auftreten, sondern auch, daß diese ein arttypisches Muster haben. Diese Ergebnisse erhärten die Vermutung, daß bei Danaiden männliche Pheromone zur Arterkennung und -unterscheidung dienen.

Der Einsatz von Kapillarsäulen in der Gaschromatographie erlaubt es uns, die 'Nebekomponenten' in Extrakten einzelner Männchen bzw. sogar einzelner Duftorgane darzustellen. Neben Untersuchungen zur Identifikation der verschiedenen Komponenten der Duftpinself von Freiland-Männchen führen wir z. Zt. Analysen von Duftorganextrakten gezüchteter Männchen durch, die verschiedenen experimentellen Bedingungen unterworfen waren. Diese Studien haben zum Ziel, Einflüsse von Kontakten zwischen Pinseln und Flügelorganen, von der Aufnahme von Pyrrolizidin-Alkaloiden, vom Alter u.a. auf die Zusammensetzung der Duftstoff-Bouquets festzustellen. Kenntnisse darüber, unter welchen Bedingungen welche Substanzen in welchem Organ auftreten, sind Voraussetzungen für detaillierte Verhaltenstests (vgl. Kap. 3.1.3.).

3.5. Orientierende Untersuchungen an Euploea core amymone

3.5.1. Einleitung

Während Danaus-Arten mit Ausnahme Europas weltweit verbreitet sind, ist das Vorkommen der anderen Danaiden-Gattungen geographisch begrenzt. Vergleichende Untersuchungen an Vertretern verschiedener Gruppen zur (Pheromon-) Biologie sind besonders unter dem Gesichtspunkt der phylogenetischen Entwicklung der Familie Danaidae interessant. Unter Berücksichtigung der besonderen Umweltbedingungen, unter denen sich die verschiedenen Danaiden-Gattungen entwickelt haben, könnte die Feststellung von Gemeinsamkeiten und Unterschieden wertvolle Rückschlüsse auf ihre stammesgeschichtliche Entwicklung liefern.

In diesem Rahmen stelle ich orientierende Untersuchungen zur Pheromonbiologie von Euploea core amymone vor. Die fast ausschließlich asiatische Gattung Euploea ist die artenreichste innerhalb der Familie Danaidae und gehört zur Unterfamilie Euploeinae.

3.5.2. Ergebnisse und Diskussion

3.5.2.1. Morphologie der Androconien

Die zur Morphologie von Euploeen-Duftorganen vorliegenden älteren Berichte (ILLIG, 1902; FREILING, 1909; ELTRINGHAM, 1915; ELTRINGHAM in: LATTER & ELTRINGHAM, 1935) geben kein klares Bild, zeigen jedoch, daß beide Organe drüsig sind.

Im Gegensatz zu den oben behandelten Amauris- und Danaus-Arten (Kap. 3.1.) liegen die alaren Organe von E. core amymone auf den Vorderflügeln; zwischen den Adern Cubitus 2 und Analis 2 erscheinen sie makroskopisch als 5 x 2 mm große strichförmige Flecken (Abb. 26A). Diese Bereiche sind sowohl auf der Flügeloberseite als auch auf der Flügelunterseite durch besondere Schuppen gekennzeichnet (Abb. 27).

Die Flecken auf den Flügeloberseiten sind durch locker angeordnete Schuppen charakterisiert, welche die Flügelmembran nur teilweise be-

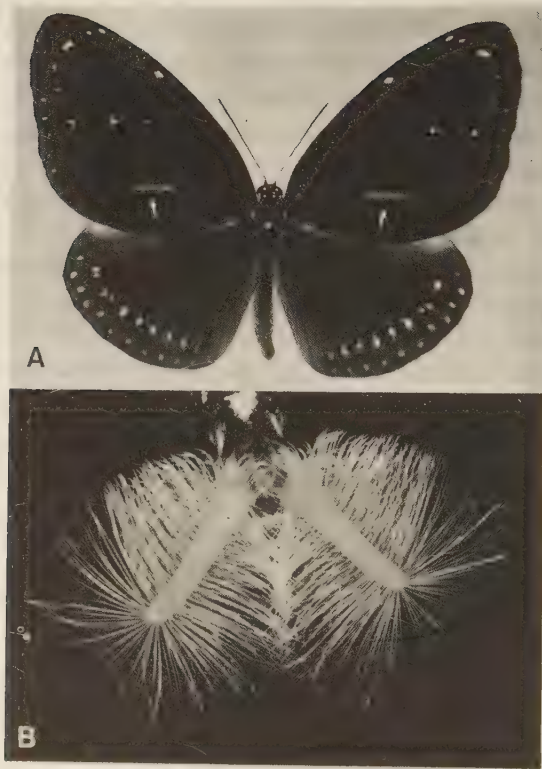


Abb. 26: (A) Männchen von Euploea core amymone. Pfeile deuten auf Duftflecken. Vergrößerung: ca. 1,2 x
(B) Expandierte abdominale Duftpinsel von Euploea core amymone. Vergrößerung: ca. 6x

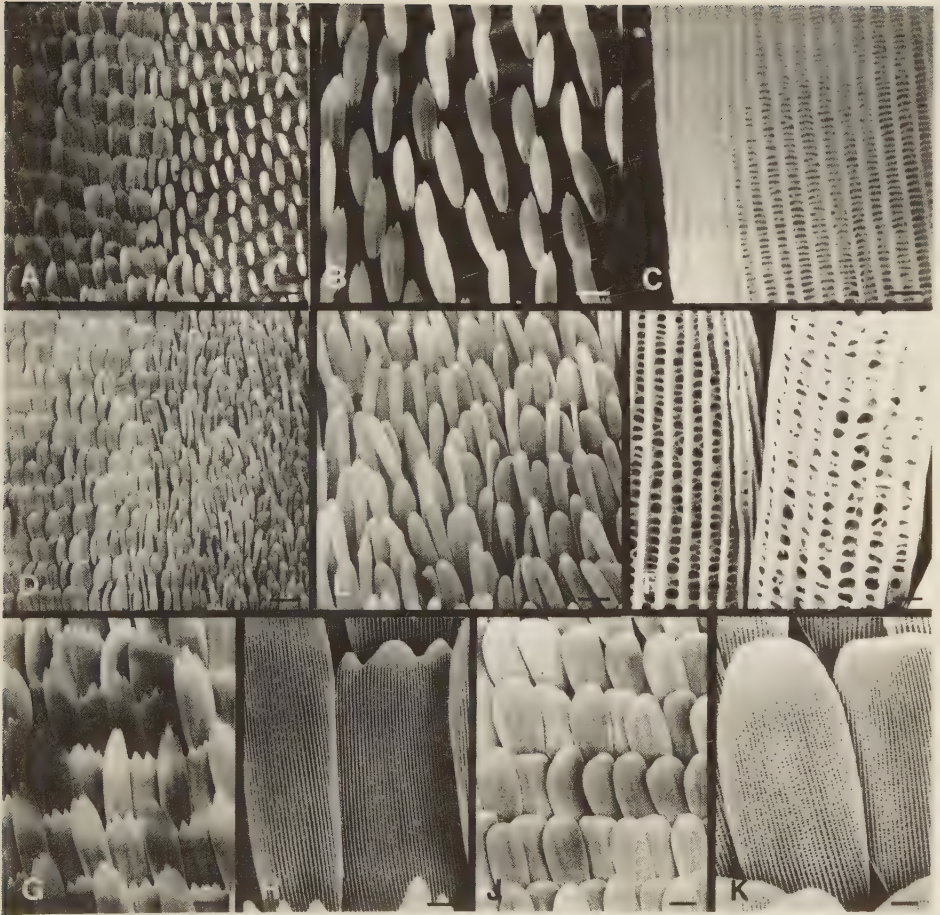


Abb. 27: Schuppentypen der Flügflecken und der diese umgebenden Bereiche bei *Euploea core amymone*. Vgl. Text.

Maßstab: A, D: 100 μ m; B, E, G, J: 40 μ m; C, F: 2 μ m;
H, K: 10 μ m

A : Flügeloberseite, Deckschuppen (links), Fleckschuppen (rechts)

B, C: Flügeloberseite, Fleckschuppen

D : Flügelunterseite, Deckschuppen (li), Fleckschuppen (re)

E, F: Flügelunterseite, Fleckschuppen

G, H: Flügeloberseite, Deckschuppen

J, K: Flügelunterseite, Deckschuppen

decken (Abb. 27B). Die Unterseite der Flügel ist im Bereich der Flecken von zwei alternierend angeordneten und sich weit überlappenden Schuppentypen (I, II) bedeckt (Abb. 27E). Die drei Fleckschuppen-Typen unterscheiden sich im Feinbau (Abb. 27C, F) untereinander und von normalen Deckschuppen (Abb. 27G - K). Die für Amauris und Danaus typischen Drüsenkissen treten nicht auf, allerdings zeigen die Fleckschuppen I von E. core amymone den gleichen Bau wie die Fleck-/Taschenschuppen bei den Danainae, sie sind also ebenfalls durchlässig.

Nach den REM-Bildern erscheinen die Flecken auf der Flügelunterseite wesentlich spezialisierter als auf der Flügeloberseite. Dieser Befund wird durch LM-Untersuchungen von Querschnitten von Flecken erhärtet. Der Raum zwischen den Flügellamellen ist von drei unterschiedlich differenzierten Zelltypen erfüllt (vgl. Abb. 28):

- Typ I : Große, den gesamten Raum zwischen den Flügellamellen einnehmende Zellen mit prominenten Kernen. Sie reichen in die Sockel der Fleckschuppen I, mit denen sie über einen Kanal verbunden sind, hinein und entsprechen den Drüenschuppen der Danainae.
- Typ II : Kleine, im Querschnitt dreieckig erscheinende Zellen an der Flügelober- und -unterseite. An der Flügelunterseite wechseln sie mit Typ I-Zellen ab und reichen in die Schuppenbasen der Fleckschuppen II hinein, an der Flügeloberseite treten sie selten auf und sind mit den Sockel der Fleckschuppen der Flügeloberseite assoziiert.
- Typ III: Große, wenig differenzierte Zellen, die den Raum zwischen den Flügellamellen in den Bereichen ausfüllen, in denen keine Schuppen inserieren.

Die Verschiedenheit von Ober- und Unterseitenflecken wurde von früheren Autoren (s.o) nicht erkannt, mag sich aber funktionell als sehr wichtig erweisen. Die Lage der Drüenschuppen auf der Flügelunterseite hat einen Schutz des Organs durch die Hinterflügel, die auf den Flecken anliegen, zur Folge.

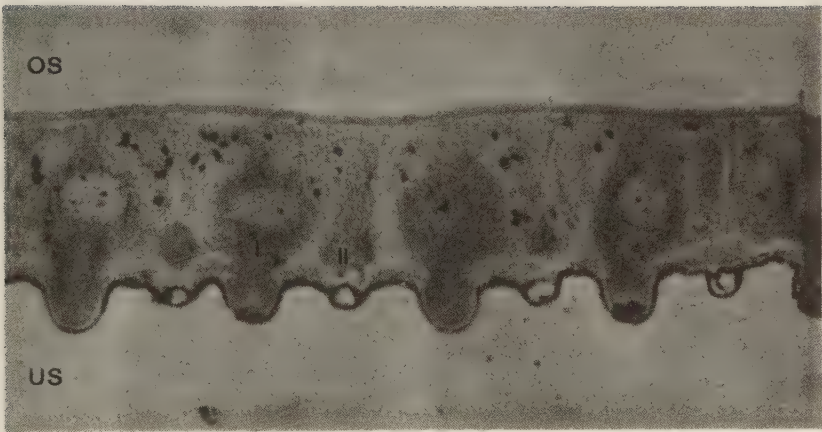


Abb. 28: Querschnitt durch einen Flügelfleck von Euploea core amymone. (Schnittdicke: $0,5\text{ }\mu\text{m}$; Färbung mit Toluidin-Blau in Borax) Maßstab: $10\text{ }\mu\text{m}$

OS : Flügeloberseite

US : Flügelunterseite

I : Drüsenzelle I unterhalb Drüsenschuppensockel

II : Zelle II unterhalb Deckschuppensockel

Die abdominalen Duftpinsel von E. core amymone unterscheiden sich bereits makroskopisch von denen bei Amauris und Danaus. Bei E. core inserieren die Haare über die gesamte Länge des Pinselschlauches (Abb. 26B; vgl. mit Abb. 1C); diese Anordnung der Haare erlaubt eine partielle Expansion der Pinsel.

Die 4 mm langen und 10 μ m dicken Haare sind uniform (Abb. 29A). In ihrem hohlen Innenraum sind Trabekeln ausgebildet (Abb. 29B). Oberflächlich erscheinen an ihren basalen Bereichen Ausbuchtungen (Abb. 29C), die am distalen Ende deutlich ausgeformt sind (Abb. 29D). Es treten weder Partikel noch Durchbrechungen der Haarwand auf.

3.5.2.2. Verhalten

Zum Balzverhalten und zum Einsatz der Duftpinsel liegen in der Literatur lediglich unvollständige anekdotische Beobachtungen vor (CHAMPION, 1930; FYSON, 1930; SEVASTOPULO, 1944; HARDY, 1951). LAT-TER (in: LATTER & ELTRINGHAM, 1935) beobachtete ein Hin- und Herfliegen eines E. core asela-Männchens über einem sonnenbeschienenen Pfad und sah, daß zeitweise die Duftpinsel expandiert waren. Nach mehreren Minuten kam ein Weibchen gegen den Wind zu dem Ort geflogen und beide Falter entfernten sich "in a giddy aerial dance". Ähnliches wiederholte sich mehrmals, und LATTER schloß im Hinblick auf die Duftpinsel: "... the aroma causes the female to seek a male."

Diese Schlußfolgerung kann genausowenig als gesichert gelten wie die Bemerkung ELTRINGHAMS, daß Kontakte zwischen Pinseln und Flügelflecken auftreten:

"Mr. T. BAINBRIGGE-FLETCHER, however, informs me that he has frequently seen the insect applying its brushes to the fore wings, though after such a lapse of time he is unable to recall the precise position adopted in so doing." (ELTRINGHAM, in: LATTER & ELTRINGHAM, 1935)

Nach meinen Beobachtungen im Gewächshaus setzen E. core amymone-Männchen ihre Duftpinsel außer bei der Balz (s.u.) in folgenden Situationen ein:

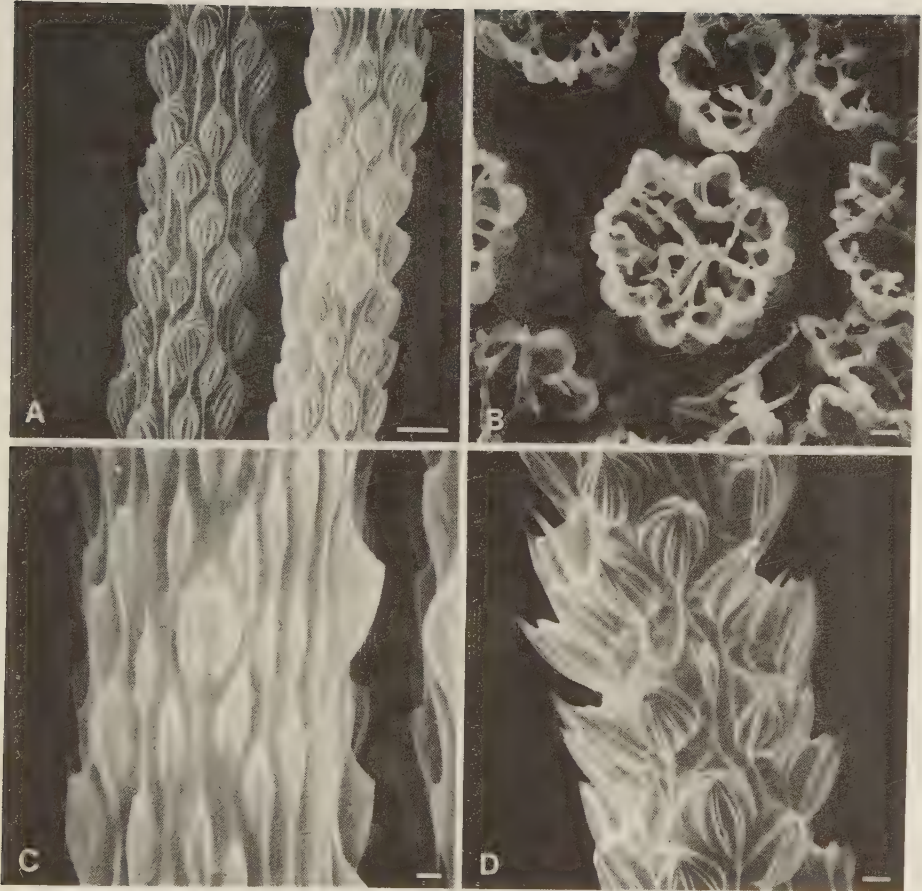


Abb. 29: Strukturelle Charakteristika der Duftpinselhaare von Euploea core amymone. Vgl. Text

Maßstab: A, B: 5 μm ; C, D: 1 μm

- Wenn ein Männchen an den Flügeln oder am Körper festgehalten wird, expandiert es die Pinsel teilweise bis völlig.
- Zu verschiedenen Tageszeiten setzen sich die Männchen an exponierte Orte (Spitzen von Pflanzen, Gewächshausgestänge) und expandieren dabei die Pinsel teilweise, während die Flügel entweder zusammengeklappt sind (und das Abdomen leicht nach ventral gebogen ist) oder offen gehalten werden (Abb. 30A).
- Am Spätnachmittag führen die Männchen Patrouille-Flüge aus und expandieren dabei gelegentlich die Duftpinsel teilweise.

Das Expandieren der Pinsel bei Berührung der Falter ist vermutlich ein Abwehrverhalten. Es tritt bei Amauris nie und bei Danaus nur bei den Arten auf, die Pheromon-Transfer-Partikel in den Flügelta-schen bilden. - Kontakte zwischen Pinseln und Flügelflecken konnten nie beobachtet werden, und es gibt keine Anhaltspunkte dafür, daß Pinselduftstoffe die Weibchen anlocken. Es kommt aber öfters vor, daß Patrouille fliegende Männchen vorbeifliegende Weibchen verfolgen und Balzverhalten zeigen.

Obwohl unter unseren Bedingungen die Falter bis zu 14 Wochen leben und sich fortpflanzen, bleibt offen, wie natürlich sich die Falter verhalten, denn das Gewächshaus kann die für Euploea natürlichen Bedingungen kaum simulieren; da Freilandbeobachtungen fehlen, ist auch kein Vergleich mit 'normalem Verhalten' möglich.

Mit diesen Einschränkungen sind auch folgende Beobachtungen zur Balz zu beurteilen:

Männchen fliegen ihnen begegnenden Artgenossen beiderlei Geschlechts nach. Dieses Verhalten tritt unabhängig von der Tageszeit oder von anderen exogenen Faktoren auf; Ausnahmen kommen nur dann vor, wenn die Falter auf Nahrungssuche sind oder am Abend Schlafgesellschaften bilden.

Sich nachfliegenden Faltern schließen sich häufig weitere Artgenossen an, und es kommt zur Bildung von Schwärmen, die sich nach kurzer Zeit wieder auflösen, meist, indem 'Paare' ausbrechen.



Abb. 30: Einsatz der Duftpinsel bei Euploea core amymone. Vgl. Text.
 (A) Männchen mit teilweise expandierten Duftpinseln.
 (B - E) Hubflüge von Männchen über Weibchen; in D, E sind die Pinsel teilweise expandiert (Pfeile)
 (F, G) Männchen kurz vor dem Kopulationsversuch; die Duftpinsel sind völlig expandiert (Pfeile)

Fliegt ein Männchen einem anderen Männchen nach, so läßt es bald wieder von ihm ab. Fliegt ein Männchen einem Weibchen nach, so entwickelt sich ein "Verfolgen", während dessen die Falter schneller fliegen und 'Haken schlagen'. In dieser Phase kommt das Männchen dem Weibchen oft sehr nahe und schlägt es hörbar mit den Flügeln ("aggressives Verfolgen"), gelegentlich werden auch kurzzeitig die Pinsel expandiert.

Wenn die Falter bei dem schnellen Verfolgungsflug nicht den Sichtkontakt verlieren (was durch Flugmanöver oder durch die Gewächshauskonstruktion bzw. -bepflanzung sehr häufig vorkommt), entsteht ein "Kreisel": Die Falter fliegen sich in schnellem Flug auf einer Bahn, die eine Spirale beschreibt, gegenseitig nach, wobei das Männchen zeitweise die Duftpinsel expandiert.

In Anschluß an das Kreisel setzt sich das Weibchen, und das Männchen beginnt einen "Hubflug" (vgl. Abb. (31 B - F), der in der Regel mehrere Minuten dauert. Das Männchen verharret an einem Ort ca. 20 - 30 cm schräg über dem Weibchen, das die Flügel geschlossen hält. Der vom Männchen eingenommene Winkel zum Weibchen scheint von der Höhe über dem Weibchen abhängig zu sein. Beim Hubflug werden die Pinsel kurzzeitig zum Teil expandiert (Abb. 31D, F). Wenn das Weibchen während der Hubflugphase wegfliegt, wird es vom Männchen aggressiv verfolgt, bleibt es sitzen, so läßt sich das Männchen schließlich auf das Weibchen herabfallen, expandiert dabei die Pinsel völlig, setzt sich neben das Weibchen und geht die Kopula ein. Oft reagiert das Weibchen auf den Sturzflug des Männchens mit Flattern (einem für Tagfalter typischen Abwehrverhalten), was das Männchen entweder vertreibt oder zu einem erneuten Hubflug veranlaßt.

Vollständige Balzsequenzen können im Gewächshaus verglichen mit "Sich-Nachfliegen" relativ selten beobachtet werden. Zum einen stören sich die Falter gegenseitig auch dann, wenn nur wenige Falter im Gewächshaus sind; andererseits verlieren die Falter oft den Sichtkontakt. Eine analytische Untersuchung ist wie eine filmische Registrierung unter diesen Umständen nicht möglich.

Dennoch kann es als gesichert angesehen werden, daß sich Balzverhal-

tensweisen aus dem nicht geschlechtsspezifischen Sich-Nachfliegen entwickeln und in folgender Sequenz auftreten: Verfolgen, Aggressives Verfolgen, Kreiseln, Hubflug, Paarungsversuch/Paarung.

Meine Beobachtungen zeigen, daß die Duftpinself bei E. core amymone wesentlich häufiger eingesetzt werden, als bei den verschiedenen Amauris- und Danaus-Arten. Möglicherweise besteht hier eine Korrelation zu dem Vorhandensein bzw. Fehlen von Pheromon-Transfer-Partikeln (s.o.). Hubflüge treten nämlich auch bei Amauris auf. Nach eigenen Beobachtungen verharret das Männchen direkt über dem Weibchen, expandiert dabei die Pinsel jedoch nicht. Die Duftpinself werden erst unmittelbar vor dem Paarungsversuch eingesetzt. Das bei Euploea beobachtete "Schräg-hinter-dem-Weibchen-Stehen" und das dabei auftretende Expandieren der Pinsel dient sehr wahrscheinlich der Ventilation von Pinselduftstoffen. Tatsächlich kann man beobachten, daß die Flügel des Weibchens durch die vom Männchen verursachten Luftströmungen passiv bewegt werden.

3.5.2.3. Chemie

Bei verschiedenen Euploeen-Arten wurden in Duftpinselextrakten Dihydropyrrolizine nachgewiesen (s. Tabelle 5), und es liegen mehrere Berichte über das Saugen adulter Euploeen an Pyrrolizidin-Alkaloide (PA) enthaltenden Pflanzen vor (s. Tabelle 6). Damit sind Hinweise auf eine Parallele zu den oben behandelten Danainae gegeben.

Die Chemie der androconialen Sekretion von E. core amymone wurde bislang noch nicht untersucht. Ich habe Duftpinselextrakte von 19 Männchen dieser Art sowohl gaschromatographisch als auch dünnschichtchromatographisch qualitativ auf das Vorhandensein von Dihydropyrrolizinen getestet. Alle Falter waren in Seewiesen gezüchtet und hatten zwischen 25 und 40 Tage lang Zugang zu PA. Alle Individuen enthielten Hydroxy-Danaidal (Abb. 31). Daneben traten gaschromatographisch zwei, dünnschichtchromatographisch drei zusätzliche Komponenten auf.

In einer weiteren Versuchsserie (14 Falter) analysierte ich Extrakte von Duftpinseln 3 - 14 Tage alter bzw. 25 - 40 Tage alter Männchen, die keinen Zugang zu PA-enthaltenden Pflanzen hatten. Bei keinem die-

ser Individuen konnte Hydroxy-Danaidal nachgewiesen werden. Damit ist gezeigt, daß die Biosynthese von Hydroxy-Danaidal - wie die von Danaidon bei Amauris und Danaus - von der Aufnahme von Pyrrolizidin-Alkaloiden durch die Imagines abhängig ist. Der mögliche Einfluß der Flügelflecken auf die Biosynthese von Hydroxy-Danaidal ist noch nicht abschließend untersucht.

Tabelle 5: Vorkommen von Dihydropyrrolizinen (I: Hydroxy-Danidal; II: Danaidal; III: Danaidon) als Duftpinselformen bei Euploea

	I	II	III	
<u>E. nemertes</u>	+			EDGAR et al., 1973
<u>E. treitschkei</u>	+			EDGAR et al., 1973
<u>E. lewinii</u>	+			EDGAR et al., 1973
<u>E. tulliolus</u>	+	-	-	EDGAR et al., 1971
<u>E. sylvester</u>	+	-	?	EDGAR et al., 1971
<u>E. nemertes</u>	+			EDGAR et al., 1973
<u>E. boisduvalii</u>	-	-	-	EDGAR et al., 1973
<u>E. core corinna</u>	-	-	-	EDGAR et al., 1971

Tabelle 6: An Pyrrolizidin-Alkaloide enthaltenden Pflanzen beobachtete Euploea-Arten

<u>E. core</u>	<u>Crotalaria spectabilis</u>	ATKINS, 1974a
	<u>Heliotropium indicum</u>	AMLADI, 1974
<u>E. eyndhouii</u>	<u>Heliotropium indicum</u>	MORRELL, 1955
<u>E. diocletanus</u>	<u>Heliotropium indicum</u>	MORRELL, 1955
<u>E. leucosticos</u>	<u>Heliotropium indicum</u>	MORRELL, 1955
<u>E. mulciber</u>	<u>Heliotropium indicum</u>	MORRELL, 1955
<u>E. tulliolus</u>	<u>Crotalaria spectabilis</u>	ATKINS, 1974a
	<u>Heliotropium indicum</u>	MORRELL, 1955
	<u>Parsonsia straminea</u>	ATKINS, 1974a

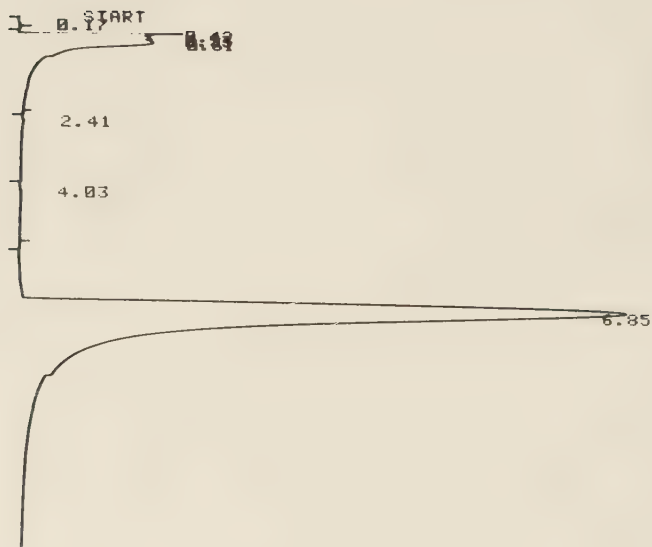


Abb. 31: Chromatogramm eines Duftpinsel-Extraktes von Euploea core amymone. (Säule OV-1; 150° C; isothermal.) Zahlen geben Retentionszeiten in Minuten an; der Peak mit der Retentionszeit 6,85 entspricht Hydroxy-Danaidal. Reproduktion einer Original-Aufzeichnung.

3.6. Speicherung von Pyrrolizidin-Alkaloiden (PA) durch Danaiden

Wie in Kapitel 3.2. ausgeführt, saugen adulte Danaiden an Pyrrolizidin-Alkaloide (PA) enthaltenden Pflanzen, und für mehrere Arten konnte nachgewiesen werden, daß die Männchen die Alkaloide als Vorstufen für die Biosynthese von Dihydropyrrolizinen verwenden; diese erfüllen als Pheromonkomponenten bei der Balz eine wichtige Funktion.

EDGAR et al. (1976b) analysierten Körper adulter Falter von Danaus plexippus und fanden, daß beide Geschlechter dieser Art PA speichern. Die Autoren vermuteten, daß die Alkaloide zur chemischen Verteidigung der Falter beitragen (s.u.). Da die Duftpinsel von D. plexippus-Männchen keine Dihydropyrrolizine enthalten (MEINWALD et al., 1968; EDGAR et al., 1971)¹⁾, ist mit den Tests von EDGAR et al. (1976b) ein erster Hinweis auf die biologische Bedeutung der Attraktion und des Saugens von D. plexippus-Faltern an Alkaloid-Pflanzen gegeben. Es ergeben sich daraus weitere Fragen: Ist die Speicherung von PA ein für alle Danaiden typisches Phänomen? Speichern beide Geschlechter PA? Welche PA werden gespeichert? Werden PA im gesamten Körper oder nur in bestimmten Geweben gespeichert? Bewirken PA tatsächlich einen Schutz der Danaiden vor Freßfeinden?

Zu diesen Fragen führe ich in Zusammenarbeit mit Dr. JOHN EDGAR (CSIRO, Parkville, Australien) Untersuchungen durch. Über erste Ergebnisse wird im folgenden berichtet.

Bislang wurden Methanol-Extrakte von 57 Individuen auf fünf afrikanischen und drei australischen Arten der Gattungen Amauris, Danaus und Euploea chemisch analysiert. Alle untersuchten Falter waren Freilandfänge aus Kenia/Ostafrika und Queensland/Australien. Sie wurden für 2 bis 21 Tage ohne Zugang zu PA gehalten, um sicherzustellen, daß die nachgewiesenen PA wirklich gespeichert und nicht

¹⁾ Bezüglich der sexuellen Kommunikation ist D. plexippus ein atypischer Danaide. Die Männchen haben reduzierte Duftorgane, die keine für eine erfolgreiche Balz erforderlichen Signale abgeben (PLISKE, 1975d).

kürzlich aufgenommener Darminhalt waren.

Die Ergebnisse (Tabelle 7) zeigen, daß die Speicherung von PA bei allen Arten in beiden Geschlechtern verbreitet ist. Die Verschiedenheit der gefundenen Alkaloide (Monocrotalin, Lycopsamin, Senecionin, Usaramin) bestätigt, daß Danaiden verschiedene PA-Quellen verwenden. Sie wurden beim Saugen an Pflanzen der Familien Boraginaceae, Asteraceae, Leguminosae und Apocynaceae beobachtet (s.o), und PA-Typen aus all diesen Pflanzenfamilien wurden in den Körpern der Falter gefunden. Es ist aber noch nicht geklärt, ob die verschiedenen Danaiden-Arten bestimmte PA bevorzugen und ob verschiedene Typen von PA gleichermaßen als Pheromon-Vorstufen und zur Speicherung geeignet sind.

Frühere Berichte haben nachdrücklich betont, daß unter den an PA-Pflanzen beobachteten Faltern die Männchen überwiegen (s.Kap.3.2.). Es ist deshalb von besonderem Interesse, daß alle untersuchten weiblichen Falter PA enthielten, obgleich gewöhnlich in geringeren Mengen als die Männchen. Das zeigt, daß Weibchen im Freiland PA aufnehmen und speichern, obwohl sie anscheinend selten Besucher von PA-Pflanzen sind.

Die einzige Art, bei der keine PA im männlichen Geschlecht gefunden wurden, ist D. formosa (Probe von drei Männchen). MEINWALD et al. (1974) berichteten, daß bei D. formosa keine Dihydropyrrolizine auf den Duftpinseln auftreten. Allerdings hat W. SCHÄFER (pers. Mitt.) Danaidon in einigen Duftpinzel-Extrakten von D. formosa-Männchen gefunden. Es ist also durchaus möglich, daß die hier auf PA untersuchten als auch die von MEINWALD et al. (1974) auf Dihydropyrrolizine analysierten Männchen vor dem Fang keinen Zugang zu PA-enthaltenden Pflanzen hatten.

Nach unseren Ergebnissen ist die Speicherung von PA bei Danaiden weit verbreitet. Versuche zur Funktion der PA-Speicherung stehen allerdings noch aus. Es ist jedoch bekannt, daß die betreffenden PA für Vertebraten bitter schmeckend und sehr schädlich sind (SCHOENTHAL, 1968; BULL et al., 1967; MC LEAN, 1970; MATTOCKS, 1973); ferner zeigten EISNER et al. (unveröffentl., zit. in EDGAR et al.,

Tabelle 7: Pyrrolizidin-Alkaloide in im Freiland gefangenen Danaiden
(aus: EDGAR, BOPPRE & SCHNEIDER, Manuskript)

Species	Sex	No. of butter- flies	Known alkaloid- Free period (days)	M	L	S	U
African							
<u>Amauris ochlea</u> Boisduval	Q	2	4	60	-	-	50
" "	Q	2	7	105	-	-	-
<u>Amauris echeria</u> Stoll	Q	2	5	-	-	30	-
<u>Danaus petiverana</u> Doubleday	Q	2	19	-	traces	-	-
" "	Q	8	5	45	-	-	-
" "	Q	5	21	125	traces	-	-
" "	Q	2	7	-	40	270	-
<u>Danaus formosa</u> Godman	Q	2	5	-	-	12	-
" "	Q	3	5	-	-	-	-
<u>Danaus chrysippus</u> L	Q	3	15	10	30	-	-
" "	Q	3	10	40	160	-	-
" "	Q	3	15	150	220	-	-
" "	Q	2	10	15	115	-	-
Australian							
<u>Euploea sylvestre</u> Fabricius		4	2	-	135	-	-
<u>Danaus affinis</u> Fabricius		5	2	30	55	-	-
<u>Danaus hamatus</u> Macleay		9	2	-	270	-	-

^a Hairpencils of the males had been removed prior to extraction of the alkaloids by standard procedures (CULVENOR & SMITH, 1955)

^b M = monocrotaline, L = lycopsamine (or diastereoisomer), S = senecionine, U = usaramine. Identified and quantitated by comparison of their gas chromatographic (GC) behaviour and characteristic mass spectra (MS) with those of authentic samples. Lycopsamine, monocrotaline and usaramine were also converted into methyl and butylboronate derivatives for GC/MS examination. GC/MS was performed on a Varian MAT III GC/MS using a 1.5 m x 2 mm glass-lined stainless steel column packed with 1% SE30 on Chromosorb W. mesh size 80-100 with temperature programming from 180° to 230°C at 6°/min and carrier gas (helium) flowing at 15 ml/min.

1976b), daß PA Insekten für Freßfeinde ungenießbar machen und damit eine Schutzfunktion erfüllen. Wir vermuten deshalb, daß Pyrrolizidin-Alkaloide zumindest eine Komponente des Abwehrsystems von Danaiden sind. Wie ich in Kapitel 4 ausführlich erörtere, kann man sich sogar vorstellen, daß Alkaloide die ursprünglichen Abwehrsubstanzen der Danaiden darstellen und für die Entwicklung BATESscher Mimikry verantwortlich sind; diese Hypothese widerspricht der gängigen Vorstellung zum chemischen Schutzmechanismus der Danaiden.

4. CHEMISCHE KOMMUNIKATION, BEZIEHUNGEN ZU PFLANZEN UND MIMIKRY IN DER EVOLUTION DER DANAIDEN¹⁾

4.1. Einleitung

Bei Danaiden dienen von adulten Faltern von Pflanzen aufgenommene Pyrrolizidin-Alkaloide als Vorstufen für die Biosynthese männlicher Pheromonkomponenten (Kap. 3.2.). Danaiden sind jedoch nicht nur mit PA-enthaltenden Pflanzen assoziiert, sondern auch mit ihren Raupen-Futterpflanzen, deren Sekundärstoffe oft zum Schutz vor Freßfeinden gespeichert werden. Diese 'zweidimensionale' Beziehung zwischen Danaiden und Pflanzen veranlassten EDGAR, CULVENOR & PLISKE (1974) zu Überlegungen zur "Coevolution of Danaid Butterflies with Their Host Plants". Diese Hypothese überzeugt jedoch nicht in allen Argumenten und vernachlässigt zudem einige sehr wichtige Aspekte (siehe unten).

Im folgenden fasse ich zunächst die Kenntnisse über die Beziehungen der Danaiden zu Cardenolid-enthaltenden Raupen-Futterpflanzen und den daraus gezogenen Konsequenzen für die Mimikry-Diskussion zusammen, um dann die Hypothese von EDGAR et al. (1974) zu diskutieren. Schließlich werde ich eine alternative und umfassendere Hypothese entwickeln, welche den Ursprung und die phylogenetische Entwicklung sowohl der Beziehungen zwischen Danaiden und Pflanzen, als auch des komplexen männlichen Pheromonsystems und der Mimikry-Assoziationen beinhaltet.

4.2. Danaiden und Cardenolid-enthaltende Pflanzen

Als Futterpflanzen der Danaidenraupen dienen Asclepiadaceae, Apocynaceae und Moraceae, die oft als Sekundärstoffe für Vertebraten bitter schmeckende und schädliche Herzglycoside (= Cardenolide) enthalten (siehe z.B. EHRLICH & RAVEN, 1967; ROESKE et al., 1976).

¹⁾ Vgl. BOPPRÉ, M.: Chemical communication, plant relationships, and mimicry in the evolution of danaid butterflies. Ent. exp. & appl. 24, 264-277, 1978. (Anlage 9)

Bereits vor fast 100 Jahren nahm man an, daß die Monarchfalter vor Freßfeinden durch die Speicherung toxischer Stoffe der Raupenfutterpflanzen geschützt sind (Lit. bei REICHSTEIN et al., 1968). Man vermutete, daß sie deshalb in BATESsche und MÜLLERSche Mimikry-Beziehungen einbezogen sind (Lit. zur Mimikry z.B. bei BROWER, 1963a; RETTENMEYER, 1970; WICKLER, 1973; TURNER, 1978).

Inzwischen zeigten ausführliche Studien am amerikanischen Monarchfalter Danaus plexippus, daß diese Art für Vögel ungenießbar ist (J.V.Z. BROWER, 1958a) und daß die Erbrechen verursachenden Eigenschaften der Falter von der Speicherung von Cardenoliden aus den Raupenfutterpflanzen herrühren (PARSONS, 1965; REICHSTEIN, 1967; BROWER et al., 1967). Im Einklang mit der Theorie der BATESschen Mimikry meiden Vögel nach einer schlechten Erfahrung mit einem Monarchfalter diese und andere, äußerlich ähnliche Falter unabhängig von deren Genießbarkeit (J.V.Z. BROWER, 1958b).

Nach detaillierten Studien variieren jedoch sowohl der Cardenolid-Gehalt der verschiedenen Asclepiadaceen-Arten als auch die von den Faltern gespeicherten Cardenolide qualitativ und quantitativ stark (z. B. BROWER, 1969, 1970; BROWER et al., 1968, 1972; s. auch ROESKE et al., 1976, und ROTHSCCHILD & REICHSTEIN, 1976). Deshalb postulierte BROWER, daß die Genießbarkeit der Falter für Freßfeinde ein Spektrum von absoluter Ungenießbarkeit bis zu völliger Genießbarkeit darstellt, und er formulierte danach das Konzept der "Automimikry" (BROWER et al., 1967a): Bei der Automimikry ist eine Art bezüglich ihrer Genießbarkeit (die durch die von den eierlegenden Weibchen ausgewählte Raupenfutterpflanze bestimmt ist) polymorph; genießbare Individuen einer Art "ahmen" ungenießbare Individuen derselben Art "nach" und sind damit geschützt. Der Vorteil der Automimikry ist wie bei BATESscher Mimikry von der Frequenz des Auftretens beider 'Formen' abhängig. (Vgl. auch BROWER et al., 1968, 1970). Automimikry kann gemeinsam mit BATESscher und MÜLLERScher Mimikry auftreten (vgl. Abb. 32).

Der amerikanische Monarch ist eines der am besten belegten Beispiele von Insekten, welche pflanzliche Giftstoffe zum eigenen Schutz verwenden. Über die (Un-)Genießbarkeit anderer Danaiden-Arten liegen allerdings nur sehr spärliche Informationen vor; diese

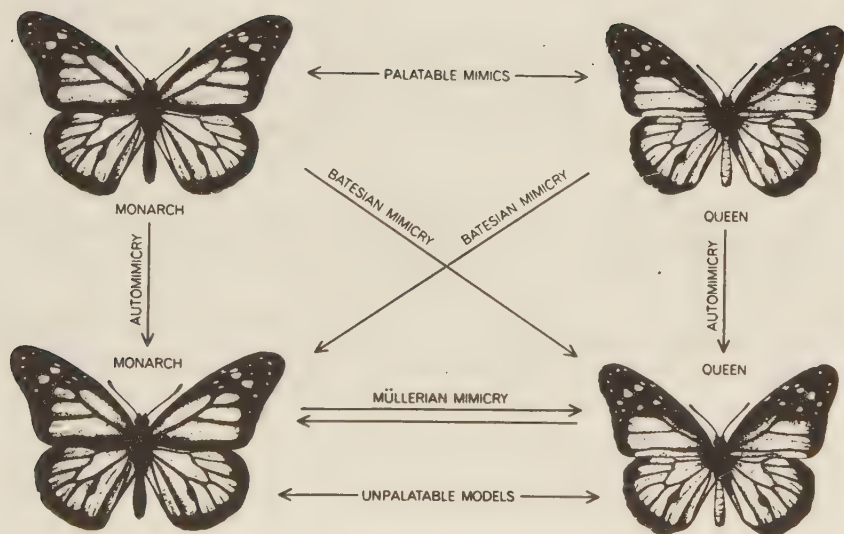


Abb. 32: Beispiel "Multipler Mimikry" zwischen Danaus plexippus ("Monarch") und Danaus gilippus ("Queen") in Trinidad zur Erläuterung von "Automimikry" (vgl. Text).

(aus: BROWER, 1969)

weisen jedoch darauf hin, daß die für D. plexippus plexippus gewonnenen Ergebnisse nicht unmittelbar auf andere Danaiden-Arten übertragen werden können:

- D. plexippus erippus speichert nur kleine Cardenolid-Mengen (ROTHSCHILD & MARSH, 1978).
- D. chrysippus speichert nur kleine Cardenolid-Mengen; es treten Unterschiede zwischen west- und ostafrikanischen Populationen auf, die nicht die Unterschiede des Cardenolid-Gehalts der betreffenden Futterpflanzen widerspiegeln (BROWER et al., 1975; ROTHSCHILD et al., 1975).
- Euploea core verliert ihre Erbrechen auslösenden Eigenschaften während des Puppenstadiums (MARSH et al., 1977).
- Verschiedene Amauris-Arten sind für Vögel ungenießbar (SWYNNERTON, 1915), obwohl Analysen adulter Falter keinen Cardenolid-Gehalt zeigten (ROTHSCHILD et al., 1970); die Raupenfutterpflanzen (Tylophora, Cynanchum, Gymnema) enthalten keine Cardenolide (mit Ausnahme der nur gelegentlich gefressenen Pergularia) (ROTHSCHILD et al., 1970).

Demnach können Danaus plexippus und andere Danaiden-Arten zwar durch Cardenolide aus den Raupenfutterpflanzen geschützt sein und dann auch zu Mimikry-Modellen werden, doch ist es zweifelhaft, ob Cardenolide generell für den Schutz und die Modelleigenschaften der Danaiden in Mimikry-Beziehungen verantwortlich sind (s. u.).

4.3. Beziehungen anderer Lepidopteren zu PA-enthaltenden Pflanzen

Vertrocknete, PA-enthaltende Pflanzen sind nicht nur für Danaiden, sondern auch für Ithomiiden, Ctenuchiiden und Arctiiden attraktiv (BEEBE, 1955; MORRELL, 1955; BEEBE & KENNEDY, 1957; PLISKE, 1975b). Während bei Danaiden und Ithomiiden fast ausschließlich Männchen die Pflanzen aufsuchen, bevorzugen bei vielen Ctenuchiiden- und Arctiiden-Arten entweder die Männchen oder die Weibchen PA-Pflanzen, oder es werden beide Geschlechter angelockt.

Bei den Ithomiiden zeichnet sich eine bemerkenswerte Parallele zu den Danaiden ab. Ithomiiden sind eng mit Danaiden verwandt, sie sind aposematisch und im Mimikry-Ringe einbezogen (s. DRUMMOND, 1976). Die Männchen einiger Arten sezernieren an Haarbüscheln auf den Hinterflügeln ein Lakton (EDGAR et al., 1976a) (Abb. 33). Dieses Lakton, welches als Aphrodisiacum und/oder als Erkennungssignal der Männchen untereinander dient (PLISKE, 1975c) ist wahrscheinlich aus dem Säureteil von PA-Molekülen synthetisiert, welche die Männchen von vertrockneten Pflanzen aufnehmen (EDGAR et al., 1976a).

Die Funktion der Besuche von Ctenuchiiden und Arctiiden an PA-Pflanzen ist nicht bekannt. Es ist jedoch bemerkenswert, daß die Männchen der Arten, von denen nur die Männchen angelockt werden, auffällige abdominale Haarpinsel besitzen (PLISKE, 1975b), die chemisch jedoch noch nicht untersucht sind.

Eine Reihe von Lepidopteren frißt als Raupen an PA-Pflanzen (ROTHSCHILD et al., 1970; ROTHSCHILD & APLIN, 1971; ROTHSCHILD, 1972). Für Arctiiden der Gattung Utetheisa scheinen PA eine Doppelfunktion zu haben: Männchen einiger Arten sezernieren an ihren abdominalen Androconien Danaidal und Hydroxy-Danaidal (CULVENOR & EDGAR, 1972) (Abb. 33). Man kann vermuten, daß die Männchen Vorstufen für die Biosynthese dieser Stoffe aus den Raupen-Futterpflanzen aufnehmen. Gespeicherte PA schützen ferner beide Geschlechter (vgl. T. EISNER et al., in Vorber.).

4.4. Gemeinsamer Ursprung von PA- und Cardenolid-enthaltenden Pflanzen?

EDGAR et al. (1974) (siehe auch EDGAR, 1975, und PLISKE, 1975b) vermuten, daß die Beziehung der Danaiden zu PA-enthaltenden Pflanzen zu einer Zeit entstand, als Alkaloide neben Cardenoliden als Komponenten in den Raupenfutterpflanzen der Ur-Danaiden vorkamen. Diese vermutete 'Ur-Pflanzengruppe' hätte sich dann unter dem Selektionsdruck der von beiden Substanzen abhängigen Danaiden in drei Linien aufgespalten: Eine, die nur Pyrrolizidin-Alkaloide, eine, die nur Cardenolide, und eine, die keinen der beiden Stoffe enthielt (s. Abb. 34).

Zugunsten ihrer Hypothese führen die genannten Autoren CRONQUISTS (1968) und TAKTHAJANS (1969) phylogenetische Klassifikationen der Blütenpflanzen an, welche Apocynaceae, Asclepiadaceae, Boraginaceae, Asteraceae und Solanaceae in einer Unterklasse Asteridae einbeziehen. Ferner wiesen EDGAR et al. (1974) darauf hin, daß die Apocynaceae Fernaldia pandura, welche als Raupenfutterpflanze des ur-

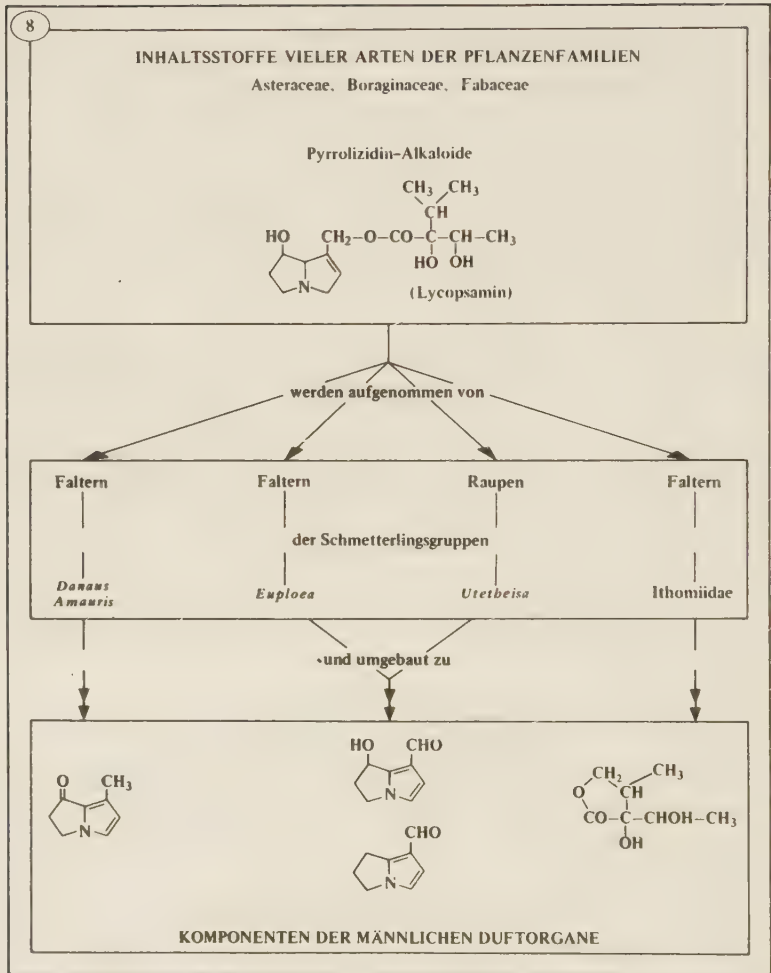


Abb. 33: Beziehungen zwischen Pheromonen männlicher Schmetterlinge und Pyrrolizidin-Alkaloide enthaltenden Pflanzen.

(aus: BOPPRÉ, 1977; Anlage 6)

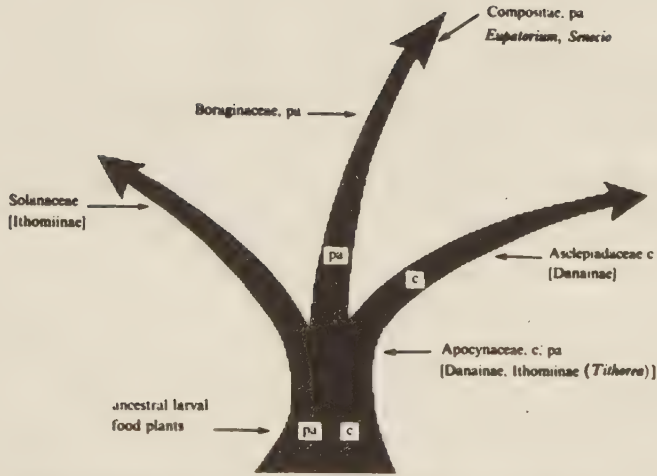


FIGURE 3. Proposed evolution of plants used by Danainae and Ithomiinae as larval food plants [] or visited by males of both subfamilies for the acquisition of pyrrolizidine alkaloids; showing the distribution of cardenolides (c) and 1,2-dehydropyrrolizidine alkaloids (pa).

Abb. 34: Vermutete Evolution der Pflanzen, zu denen Danaiden und Ithomiiden Beziehungen haben.

(aus: EDGAR, 1975)

sprünglichen Ithomiiden Tithorea harmonia salvadores dient, ein Dihydropyrrolizin enthält; eine andere Fernaldia-Art enthält Cardenolide. Auch die Apocynaceen-Gattung Parsonsia enthält PA, lockt Danaiden an und dient gelegentlich als Futterpflanze der Raupen von Euploea core und Danaus hamatus. Nach MUROYA et al. (1967) ist Parsonsia auch eine Futterpflanze der Raupen des Danaiden Idea leuco-noe. Bislang wurde jedoch nicht untersucht, ob die betreffenden Schmetterlingsarten als Raupen aufgenommene Pyrrolizidin-Alkaloide als Abwehrstoffe und/oder als Pheromonvorstufen verwenden.

Der Annahme folgend, daß die ursprünglichen Futterpflanzen sowohl PA als auch Cardenolide enthielten, stellten sich EDGAR et al. (1974) vor, daß

"mating of early danaids occurred in the vicinity of the larval food plants and that males subsequently developed the means of storing and disseminating volatile pyrrolizidine alkaloid-derived plant substances then used by the females to locate the larval food plants. By disseminating these substances in the vicinity of a female in flight they would be able to make her settle and thus effect mating in a place remote from the larval food plant. Such a development would have offered an expanded habitat for the insects and would have become essential for their survival during divergence of the original food plants when the females were being selected for their ability to find and oviposit on cardenolide plants, which gave their offspring protection from predators, while the males were seeking out pyrrolizidine plants."

Diese Hypothese läßt eine Reihe von Fragen offen, z. B.:

- Wodurch wurden die Ur-Danaiden von PA und Cardenoliden abhängig?
- Gab es zu dieser Zeit bereits das männliche Pheromonsystem?
- Können Insekten einen solchen Selektionsdruck auf die Pflanzen ausüben, daß diese Wehrstoffe verlieren, welche sie besonders vor großen Vertebraten schützen?
- Kann man annehmen, daß für Weibchen erst PA und später die Cardenolide Reize für das Auffinden von Futterpflanzen und für das Auslösen der Eiablage waren? (Frische PA-enthaltende Pflanzen sind

nicht attraktiv, und Cardenolide scheinen keinen Eiablagereiz für weibliche Danaiden darzustellen, denn selbst Cardenolid-verwertende Arten legen Eier an Cardenolid-freie Pflanzen (BROWER, 1969; BROWER et al., 1968).

- Womit könnte erklärt werden, daß auch weibliche Danaiden gelegentlich von vertrockneten, PA-enthaltenden Pflanzen angelockt werden und daran saugen?

Außerdem passen weder Crotalaria (Fabaceae) noch Moraceae, welche PA-Quellen bzw. Raupenfutterpflanzen für Danaiden sind, in die phylogenetischen Vorschläge von CRONQUIST (1968) und TAKTHAJAN (1969), die ohnehin umstritten sind (vgl. z.B. KUBITZKI, 1977). Und schließlich sind PA (und Cardenolide) im Pflanzenreich viel weiter verbreitet (siehe z.B. ROTHSCCHILD & REICHSTEIN, 1976; BULL et al., 1968), was nahe legt, daß PA und Cardenolide - wie auch viele andere sekundäre Pflanzenstoffe - sich mehrmals unabhängig voneinander entwickelten.

Wenn man über den Ursprung und über die Evolution des männlichen Pheromonsystems und der Danaiden-Pflanzen-Beziehungen spekuliert, darf man folgende Aspekte nicht vernachlässigen:

- PA haben sehr wahrscheinlich eine Doppelfunktion (Pheromon-Vorstufe, Schutz-Substanz),
- Danaiden sind in Mimikry-Ringe einbezogen,
- Dihydropyrrolizine sind als Pheromonkomponenten vielen Arten gemeinsam, also ein ursprüngliches Merkmal der Danaidae,
- Duftorgane der Männchen sind komplex und meist homolog differenziert.

Berücksichtigt man all diese Fakten, so scheint folgende Hypothese plausibel:

4.5. Hypothese zum Ursprung des männlichen Pheromonsystems und der Beziehungen zu Pflanzen.

Die Ur-Danaiden ernährten sich vom Nektar verschiedener Pflanzen. Diejenigen Individuen, welche PA-enhaltenden Nektar ¹⁾ aufnahmen, waren durch die Giftigkeit der PA geschützt und hatten dadurch einen Selektionsvorteil. Dieser 'zufälligen' Aufnahme von PA folgend, entwickelten die Danaiden unter dem Druck ihrer Freßfeinde eine Präferenz für PA-enhaltenden Nektar und die Fähigkeit, PA zu speichern. Schließlich adaptierten sie an die Aufnahme von PA von vertrockneten Pflanzen, die mehr PA liefern und ganzjährig zur Verfügung stehen. Parallel mit der Entwicklung mit der UngeNießbarkeit der Falter (also den aposematischen Charakter) entwickelte sich BATESsche Mimikry.

Die Verwendung von PA hätte demnach ursprünglich dem Schutz der Falter gedient, und die Verwendung von PA als Pheromonvorstufen wäre ein weiterer Schritt.

PA-Pflanzen lockten die Danaiden an und wurden dann zum Treffpunkt und "Balzplatz" der Geschlechter, nicht aber der mimetischen Nachahmer. Um Balz oder sogar Paarung mit Nachahmern zu verhindern, sind die Weibchen daraufhin selektiert worden, ein Männchen nur dann zu akzeptieren, wenn "PA-Duft" zugegen war. Diejenigen Männchen, welche "PA-Duft" oder "PA-Derivate" selbst abgeben konnten, waren gegenüber anderen Männchen im Vorteil, weil sie Weibchen ohne die Nähe von PA-Pflanzen "verführen" konnten und somit häufiger Paarungsgelegenheit hatten.

Wenn man diesen Ursprung der Beziehungen zwischen Danaiden und PA-Pflanzen und des männlichen Pheromonsystems annimmt, bleibt noch die Frage nach möglichen Selektionsdrücken für die Weiterentwicklung des Pheromonsystems offen.

¹⁾ PLISKE (1975b) wies bereits darauf hin, daß das Saugen an vertrockneten PA-Pflanzen ursprünglich in Verbindung mit der Ernährung der Falter entstanden sein könnte. - Sowohl frische als auch vertrocknete Blüten sind für Danaiden sehr attraktiv (s. Kap. 3.2.; AMLADI, 1974; PLISKE, 1975c). - DEINZER et al. (1977) fanden PA im Nektar von Senecio.

Die von mir für den Ursprung der Verwendung von Männchen-Pheromonen postulierte Druck BATESscher Nachahmer auf die Kommunikation der Danaiden kann die Differenzierung des männlichen Pheromonsystems nicht erklären. Die Weiterentwicklung der männlichen Duftorgane und deren Sekreten hängt aber möglicherweise mit der Entwicklung MÜLLERScher Mimikry zusammen.

Man kann davon ausgehen, daß es bei der Aufspaltung einer ungenießbaren Schmetterlingsart von Vorteil ist, wenn all diejenigen Charaktere, die der Freßfeind erkennt, relativ konstant bleiben (wenn die neuen Arten also MÜLLERSche "co-mimics" sind) und Artunterschiede in Charakteren auftreten, welche der Freßfeind nicht wahrnimmt. Bei den Danaiden könnte man danach annehmen, daß bei der Artentrennung hauptsächlich das Pheromonsystem differenziert wurde und nicht oder weit weniger die äußere Erscheinung der Falter.

Bei den obigen Spekulationen wurden die Beziehungen der Danaiden zu den (teilweise durch Cardenolide giftigen) Raupenfutterpflanzen außer acht gelassen. Weder die Annahme, daß die Verwendung von Cardenolid-enthaltenden Raupen-Futterpflanzen sich vor, noch daß sie sich nach oder gleichzeitig mit der Verwendung von PA entwickelte, widerspricht meiner Hypothese. Es kann daher hier offen bleiben, ob die Beziehung der Danaiden zu Asclepiadaceen, Apocynaceen und Moraceen überhaupt auf Cardenolide zurückzuführen ist. Sicher ist, daß sich bei einigen Arten der Schutz durch PA und der durch Cardenolide ergänzt.

In diesem Zusammenhang ist zu bedenken, daß es nicht zwingend ist, davon auszugehen, daß die Giftigkeit einer Lepidopteren-Futterpflanze mit der Ungenießbarkeit der Raupen und mit der Ungenießbarkeit der Falter korreliert ist (s. z.B. ROTHSCCHILD, 1972a, b; ROTHSCCHILD et al., 1970, 1973). Der Selektionsdruck, eine Giftpflanze als Nahrungsquelle zu verwenden, muß auch nicht von insektivoren Räubern ausgehen. Selbst wenn sich ein an einer Giftpflanze ernährendes Insekt dadurch nicht selbst geschützt ist, weil es die Giftstoffe abbaut bzw. nicht speichert, hat es einen Selektionsvorteil, weil die Futterpflanze von großen Herbivoren gemieden wird und somit das Futterangebot für das Insekt größer ist.

4.6. Diskussion

Zusammenfassend lassen sich die oben diskutierten Phänomene und Hypothesen wie folgt darstellen (vgl. Abb. 35):

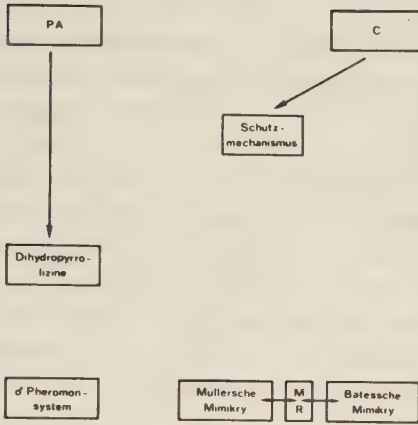
1. Es ist bekannt (Abb. 35A),

- daß Männchen der meisten Danaiden Pyrrolizidin-Alkaloide aufnehmen und zu Dihydropyrrolizinen umbauen,
- daß männliche Danaiden über ein morphologisch und chemisch komplexes Pheromonsystem verfügen,
- daß (einige) Danaiden als Raupen Cardenolide aufnehmen, auch als Imagines speichern und in der Folge vor Freßfeinden geschützt sind,
- daß Danaiden in beiden Geschlechtern Pyrrolizidin-Alkaloide speichern,
- daß Danaiden in MÜLLERSche Mimikry, in BATESsche Mimikry und in Mimikry-Ringe (= Verschränkung BATESscher und MÜLLERScher Mimikry) einbezogen sind.

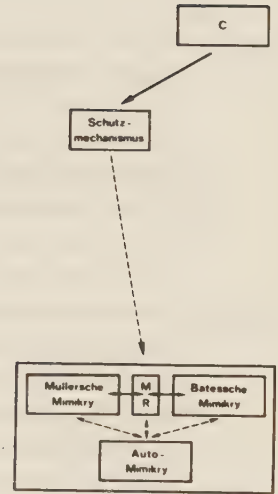
2. BROWER (z.B. 1969) (Abb. 35B) geht davon aus, daß der Schutz durch Cardenolide aus den Raupenfutterpflanzen zur Entwicklung der Mimikry führte. Da nicht alle Individuen einer Danaiden-Population durch Cardenolide geschützt sind, postuliert er "Automimikry".

3. EDGAR et al. (1974) (Abb. 35C) postulieren eine Raupenfutterpflanze der Ur-Danaiden, welche PA und Cardenolide enthielt. Diese habe sich unter dem Selektionsdruck der Danaiden u. a. in PA- und in Cardenolid-enhaltende Pflanzen aufgespalten; erstere dienen heute als Pheromonvorstufenquellen, letztere als Raupenfutterpflanzen. Im übrigen schließt sich EDGAR den Vorstellungen BROWERS an, erwähnt aber in einer späteren Arbeit (EDGAR et al., 1976), daß Alkaloide gespeichert werden und möglicherweise den

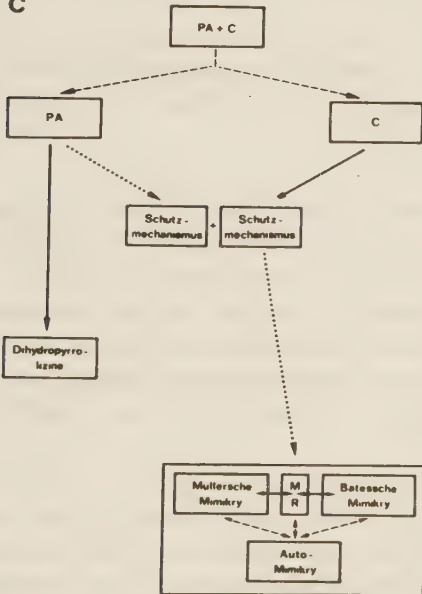
A



B



C



D

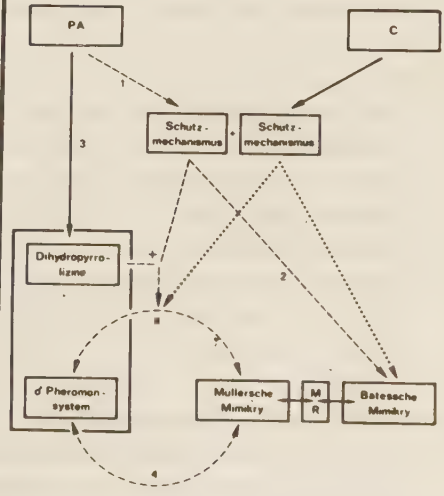


Abb. 35: Schematische Zusammenfassung verschiedener bei Danaiden beobachteter Phänomene (A) und deren Beziehungen untereinander wie sie von BROWER (B), EDGAR (C) und BOPPRE (D) angenommen werden. Vgl. Text.

PA : Pyrrolizidin-Alkaloide

C : Cardenolide

MR : Mimikry-Ringe

— nachgewiesene Beziehung
 - - - - - vermutete Beziehung
 ergänzend vermutete Beziehung

durch Cardenolide verursachten Schutz verstärken.

4. Meine Hypothese (Abb. 35D) versucht, alle beobachteten Phänomene in einen phylogenetischen Zusammenhang zu bringen, wobei ich annehme, daß sich die Beziehungen der Danaiden zu PA-Pflanzen einerseits und zu Cardenolid-Pflanzen andererseits unabhängig voneinander entwickelt haben. Pyrrolizidin-Alkaloide dienten nach diesen Überlegungen ursprünglich dem Schutz der Falter (Abb. 35 D, 1) und boten damit die Grundlage für die Entwicklung BATES-scher Mimikry (Abb. 35D, 2), die einen Selektionsdruck auf den Kommunikationsmechanismus der Modelle ausübte. In der Folge diente "PA-Duft" (später Dihydropyrrolizine) als Erkennungssignal der Danaiden-Männchen für ihre Weibchen (Abb. 35D, 3); bei Arten-trennung entstand unter dem Druck der Freßfeinde auf die Danaiden die MÜLLERsche Mimikry in Wechselbeziehung mit der (morphologischen und chemischen) Differenzierung des männlichen Pheromonsystems (Abb. 35D, 4).

Bei rezenten Arten wird in einigen Fällen der Schutz durch PA durch den Schutz durch Cardenolide ergänzt.

Meine Hypothese zum Ursprung und zur Entwicklung des männlichen Pheromonsystems der Danaiden und ihrer Beziehungen zu Pflanzen diskutiert nur eine mögliche generelle Entwicklung und sie ist zwangsläufig spekulativ. Ihren Wert sehe ich darin, daß sie mögliche Zusammenhänge zwischen verschiedenen Phänomenen aufzeigt und damit Fragen aufwirft, welche weiteren Untersuchungen zugänglich sind. Deren Ergebnisse sollten die Vorstellungen bestätigen, modifizieren oder widerlegen.

Nach dieser Hypothese ist es plausibel anzunehmen, daß die Beziehungen der Danaiden zu Asclepiadaceen, Apocynaceen und Moraceen einerseits und die zu Boraginaceen, Asteraceen und Fabaceen andererseits voneinander unabhängige Entwicklungen repräsentieren. Diese ergänzen sich bei einigen Arten. Die Hypothese gibt auch vorläufige Antworten auf bislang nicht erklärbare Fragen, z. B. bezüglich der weiten Verbreitung und Verwendung von Dihydropyrrolizinen bei Danaiden,

bezüglich der Attraktivität vertrockneter, PA-enthaltender Pflanzen für weibliche Danaiden, sowie bezüglich des Schutzes derjenigen Danaiden-Arten, deren Raupen sich nicht von Cardenolid-enthaltenden Pflanzen ernähren (z.B. Amauris) oder diese Substanzen abbauen (z. B. Euploea core).

Meine Erörterungen sind auch auf die Ithomiiden (vgl. Kap. 4.3.) übertragbar und haben m. E. darüber hinaus generelle Bedeutung für das Studium von Mimikry-Phänomenen:

1. Es wird ein Beispiel dafür gegeben, daß Schutzstoffe von adulten Faltern aktiv aufgesucht und aufgenommen werden (daß der Schutz also erst während des Imaginallebens aufgebaut wird) und daß der Schutz vor Freßfeinden auf verschiedenen Substanzen verschiedener Herkunft beruhen kann. Damit sind neue Aspekte in das Studium von "palatability spectra" gebracht. BROWERS Annahme einer "Automimikry" ist wohl zumindest für die Danaiden hinfällig, und neue Untersuchungen sind erforderlich, die den Schutz der Danaiden durch PA und Cardenolide berücksichtigen. Es kann erwartet werden, daß es keine ungeschützten Danaiden-Populationen gibt, allerdings wird man 'einfach' und 'doppelt' geschützte Individuen/Populationen finden. Damit stellt sich erneut die Frage nach der Effektivität eines chemischen Abwehrsystems gegenüber potentiellen Freßfeinden, die bislang noch nicht detailliert untersucht ist. In diesem Zusammenhang muß auch bedacht werden, daß eine Substanz keinen Schutz gegen alle potentiellen Freßfeinde bewirken muß, daß das 'doppelte' Schutzsystem der Danaiden also nicht zwangsläufig den Schutz gegenüber einer Feindart verdoppelt, sondern vielmehr vor weiteren Feindarten schützen kann.

2. In meiner Hypothese nehme ich an, daß das Auftreten BATESscher Nachahmer einen Selektionsdruck auf die sexuellen Kommunikation der Modelle ausübt und daß das Auftreten MÜLLERScher Mimikry bei nahe verwandten Arten und die (Weiter-) Entwicklung des Kommunikationssystems (hier des männlichen Pheromonsystems) sich wechselseitig beeinflussen.

Damit sind mögliche Relationen zwischen Modellen und Nachahmern bzw. "co-mimics" gegeben, welche vom Selektionsdruck durch potentielle Freßfeinde unabhängig sind, aber dennoch auf die Entwicklung der Mimikry einwirken!

Inter- und intraspezifische sexuelle Kommunikation bei Mimikry-Arten wurden bislang weitgehend vernachlässigt (STRIDE, 1956, 1958). Lediglich in Zusammenhang mit geschlechtsspezifischer Mimikry gibt es in der Literatur Hinweise auf diesen Aspekt (FISHER & FORD, 1928; MAGNUS, 1963; BURNS, 1966), wobei allerdings nur die intraspezifische Kommunikation der Nachahmer und nicht der von mir vermutete Einfluß auf die intraspezifische Kommunikation der Modelle berücksichtigt wurde.

Da bei MÜLLERScher Mimikry keine polymorphen Arten, oft aber ausgeprägte männliche Duftorgansysteme auftreten, vermutete BROWER (1963b).

"The occurrence of mimicry in the males of Müllerian species is made possible because scent plays a more important role in the courtship than sight, although sight is probably involved to a certain extent ..." (BROWER, 1963b).

Dieser Ansicht widerspricht VANE-WRIGHT (1972) und gibt zahlreiche Beispiele dafür, daß keine einfache Verbindung zwischen dem Auftreten oder Fehlen von männlichen Duftorganen und der Fähigkeit, sexuell dimorph, polymorph oder mimetisch zu werden, zu bestehen scheint.

Nach meinen Überlegungen müssen sich die Relationen bezüglich der sexuellen Kommunikation zwischen Vorbild und Nachahmer bzw. zwischen "co-mimics" und deren Einfluß auf die Entwicklung von Mimikry keinesfalls auf die chemische Kommunikation mit männlichen Pheromonen beschränken. Vielmehr können auch Signale anderer Modalität, Verhaltensweisen oder Lebensgewohnheiten beeinflußt werden. Ein Beispiel hierfür (und gleichzeitig eine mögliche Parallele zu den Danaiden) stellen wahrscheinlich visuelle Signale im UV-Bereich dar, welche besonders bei Pieriden eine entscheidende Rolle bei der sexuellen Kommunikation spielen (s. SILBERGLIED & TAYLOR, 1978, und dort angeg. Lit.).

Ob vom Freßfeind unabhängige Selektionsdrücke die Entwicklung von Mimikry mitbeeinflussen, müssen weitere Untersuchungen zeigen. Mir scheint ein Hinweis auf diesen Aspekt wichtig, da er bislang in der Mimikry-Diskussion nicht bedacht wurde, möglicherweise aber zum Verständnis von Mimikry-Phänomenen beiträgt. Das Mimikry-Konzept von WICKLER (1965), das Mimikry als Problem der Kommunikation auffasst (" A signal is emitted by two different signal senders which have at least one signal receiver in common that reacts similar to both of them"; WICKLER, 1965) muß ggf. um die Kommunikation innerhalb der "signal senders" erweitert werden.

5. ZUSAMMENFASSUNG

1. Die Duftorgane männlicher Danainae (Unterfamilie der Danaidae) werden am Beispiel von Amauris ochlea, Danaus chrysippus und D. petiverana morphologisch charakterisiert und funktionell diskutiert.

Männliche Danainae verfügen über zwei paarig angelegte Drüsenorgane:

- a) Flecken oder Taschen auf den Hinterflügeln,
- b) Haarpinsel an der Abdomenspitze.

Die alaren Organe sind durch "Drüsenkissen" und "Drüsenschuppen" sowie durch besonders strukturierte, durchlässige "Fleck-" bzw. "Taschenschuppen" gekennzeichnet. Die Ausprägung dieser Merkmale ist für einzelne Arten bzw. für "Artengruppen" typisch.

Die abdominalen Duftpinsel von A. ochlea sind besonders spezialisiert; sie bestehen aus 5 Haartypen. Demgegenüber sind die Pinsel von D. chrysippus (2 Haartypen) und D. petiverana (1 Haartyp) relativ einfach aufgebaut.

Zwischen den alaren und den abdominalen Organen werden durch besondere Verhaltensweisen Kontakte hergestellt, und es gibt Hinweise darauf, daß sich beide Organe in wechselseitiger Anpassung aneinander entwickelt haben.

Die Männchen der meisten Danainae verstreuen während der Balz mit ihren Duftpinseln "Pheromon-Transfer-Partikel", die während des Puppenstadiums an/aus Duftpinselfaaren oder aber in Flügeltaschen gebildet werden.

Die morphologische Charakterisierung ermöglicht topochemische Untersuchungen und ist damit Grundlage für differenzierte Verhaltens-tests; außerdem hilft sie bei der Klassifikation der Arten.

2. Viele Danaiden-Arten verfügen über die Pheromonkomponente Danaidon. Es wird bei 5 Arten nachgewiesen, daß deren Biosynthese von

der Aufnahme von Pyrrolizidin-Alkaloiden aus vertrockneten Pflanzen durch die Imagines abhängig ist. Die Falter finden die Pflanzen mit Hilfe des Geruchssinnes und lösen die Stoffe mit einer durch den Rüssel ausgeschiedenen Flüssigkeit aus dem Gewebe.

3. Für Danaus chrysippus wird nachgewiesen, daß Kontakte zwischen Pinseln und Flügeltaschen - neben der Aufnahme von Pyrrolizidin-Alkaloiden - eine zweite Voraussetzung für die Biosynthese von Danaidon in physiologisch normalen Mengen ist. Wahrscheinlich produzieren die Flügeltaschen Enzyme.
4. In Duftpinselextrakten von Amauris ochlea wurden 7 volatile Komponenten identifiziert, die eine topochemische Verteilung auf dem morphologisch komplexen Pinselorgan aufweisen und vermutlich Pheromonkomponenten sind. Chemische Analysen von Pinselextrakten anderer Arten zeigen, daß die Duftpinsel ein Gemisch aus volatilen Substanzen abgeben; Gaschromatogramme weisen ein arttypisches Peak-Muster auf.
5. Es wird über erste Untersuchungen an Euploea core amymone (Unterfamilie Euploeinae) berichtet. Sowohl die alaren als auch die abdominalen Duftorgane von E. core unterscheiden sich strukturell - trotz mehrerer Gemeinsamkeiten - wesentlich von den entsprechenden Organen bei Amauris und Danaus. Die Duftpinsel werden, verglichen mit denen der Danainae, bei der Balz wesentlich häufiger eingesetzt. Sie enthalten Hydroxy-Danaidal, dessen Biosynthese von der Aufnahme von Pyrrolizidin-Alkaloiden durch die Imagines abhängig ist.
6. Pyrrolizidin-Alkaloide dienen nicht ausschließlich als Pheromon-Vorstufen. Chemische Analysen der Körper beider Geschlechter von 8 Danaiden-Arten aus 3 Gattungen zeigen, daß diese Pflanzenstoffe von den Faltern gespeichert werden. Die Speicherung der Alkaloide bewirkt wahrscheinlich einen Schutz vor Freßfeinden.
7. Nach Untersuchungen mehrerer Autoren speichern einige Danaiden-Arten Cardenolide aus den Raupenfutterpflanzen. Darin sieht man die Ursache für die ausgeprägten Mimikry-Assoziationen, an denen

Danaiden als Modelle beteiligt sind. Diese Befunde sowie Vorstellungen über die Evolution der Beziehungen der Danaiden zu ihren Raupenfutterpflanzen und zu Pyrrolizidin-Alkaloide enthaltenden Pflanzen werden diskutiert, und es wird eine Hypothese über den Ursprung und die phylogenetische Entwicklung sowohl der Beziehungen zwischen Danaiden und Pflanzen als auch des komplexen männlichen Pheromonsystems und der Mimikry-Assoziationen entwickelt.

6. LITERATURVERZEICHNIS

- AMLADI, S.R. (1974): Danaid butterflies attracted to Heliotropium indicum (Boraginaceae), an alkaloid containing plant. J. Bombay Nat. Hist. Soc. 72 (2), 585-587.
- APLIN, R.T. & M.C. BIRCH (1968): Pheromones from the abdominal brushes of male noctuid lepidoptera. Nature 217, 1167-1168.
- ATKINS, A.F. (1974a): Observations on the response of Queensland danaid butterflies to selective attractants. Aust. ent. Mag. 1 (6), 78-80.
- ATKINS, A.F. (1974b): Further notes on the response of Queensland danaid butterflies to selective attractants. Aust. ent. Mag. 2 (2), 38.
- BARTH, R. (1944): Die männlichen Duftorgane einiger Argynnis-Arten. Zool. Jb. Anat. 68, 331-362.
- BARTH, R. (1959): Phylogenetische Betrachtungen der Duftapparate einiger Nymphalinae (Lepidoptera, Nymphalidae). Acad. Brasileira de Ciencias 31 (4), 557-565.
- BARTH, R. (1960): Orgaos odoriferos dos lepidopteros. Boletim No. 7 Ministerio da agricultura, servico florestal, Parque Nacional do Itatiaia.
- BEEBE, W. (1955): Two little-known selective insect attractants. Zoologica (N.Y.) 40, 27-32.
- BEEBE, W. & R. KENNEDY (1957): Habits, palatability, and mimicry in thirteen ctenuchiid moth species from Trinidad, B.W.I. Zoologica (N.Y.) 42, 147-158.
- BENZ, G. & K. SCHMID (1968): Stimulation der Eiablage unbegatteter Weibchen des Mondspinners Actias selene durch ein Männchen-Pheromon. Experientia 24, 1279-1281.
- BERGSTRÖM, G. & L. LUNDGREN (1973): Androconial secretion of three species of butterflies of the genus Pieris (Lep., Pieridae). ZOON Suppl. 1, 67-75.
- BESTMANN, H.J., O. VOSTROWSKY, & H. PLATZ (1977): Pheromone XII. Männchenduftstoffe von Noctuiden. Experientia 33,
- BIRCH, M.C. (1970a): Pre-courtship use of abdominal brushes by a nocturnal moth, Phlogophora meticulosa (L.) (Lepidoptera: Noctuidae). Anim. Behav. 18, 310-316.
- BIRCH, M.C. (1970b): Structure and function of the pheromone-producing brush-organs in males of Phlogophora meticulosa (L.) (Lepidoptera, Noctuidae). Trans. R. ent. Soc. Lond. 122, 277-292.
- BIRCH, M.C. (1970c): Persuasive scents in moth sex life. Nat. Hist. 79 (9), 34-39.
- BIRCH, M.C. (1972): Male abdominal brush-organs in British noctuid moths and their value as a taxonomic character. Entomologist 105, 185-205, 233-244.
- BIRCH, M.C. (Ed.) (1974): Pheromones. North-Holland Publishing Co., Amsterdam, London; American Elsevier Publishing Co. Inc., New York.
- BIRCH, M.C. (1974): Aphrodisiac pheromones in insects. In: Pheromones (M.C. BIRCH, ed.) 115-134. American Elsevier, New York.
- BOPPRE, M. (1976): Pheromon-Transfer-Partikel auf einem Duftpinselhaar eines Monarchfalters (Danaus formosa). Naturwiss. Rdsch. 29 (9), Umschlagphoto.
- BOPPRE, M. (1977): Pheromonbiologie am Beispiel der Monarchfalter. Biologie in unserer Zeit 7 (6), 161-169.

- BOPPRE, M. (1978): Chemical communication, plant relationships, and mimicry in the evolution of danaid butterflies. *Ent. exp. & appl.* 24, 264-277.
- BOPPRE, M. & K. FECHER (1977): Structural complexity of scent organs of male danaid butterflies. In: *Scanning Electron Microscopy II*, 639-644. IIT Res. Inst. Chicago, IL, USA.
- BOPPRE, M., R.L. PETTY, D. SCHNEIDER, & J. MEINWALD (1978): Behaviorally mediated contacts between scent organs: another prerequisite for pheromone production in Danaus chrysippus males (Lepidoptera). *J. comp. Physiol.* 126, 97-103.
- BORCH, H. & F. SCHMID (1973): On Ornithoptera priamus caelestis Rothschild, demophantes Fruhstorfer and boisduvali Montrouzier (Papilionidae). *J. Lep. Soc.* 27, 196-205.
- BROWER, L.P. (Ed.) (1963a): Mimicry. In: *Proc. Intern. Congr. Zool.* 16th, Washington, 145-186.
- BROWER, L.P. (1963b): The evolution of sex-limited mimicry in butterflies. In: *Proc. Intern. Congr. Zool.* 16th, Washington (L.P. BROWER, ed.), 173-179.
- BROWER, L.P. (1969): Ecological chemistry. *Sci. Amer.* 220 (2), 22-29.
- BROWER, L.P. (1970): Plant poisons in a terrestrial food chain and implications for mimicry theory. In: *Biochemical Coevolution* (K.L. CHAMBERS, ed.). Oregon State Univ. Press, Corvallis, USA.
- BROWER, L.P. & M.A. JONES (1965): Precourtship interaction of wing and abdominal sex glands in male Danaus butterflies. *Proc. R. Ent. Soc. Lond.* (A) 40, 147-151.
- BROWER, L.P., J.V.Z. BROWER, & J.M. CORVINO (1967): Plant poisons in a terrestrial food chain. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 57, 893-898.
- BROWER, L.P., J.V.Z. BROWER, & F.P. CRANSTON (1965): Courtship behavior of the Queen butterfly, Danaus gilippus berenice (Cramer). *Zoologica* (N.Y.) 50, 1-39.
- BROWER, L.P., M. EDMUNDS, & C.M. MOFFITT (1975): Cardenolide content and palatability of a population of Danaus chrysippus butterflies in West Africa. *J. Ent.* (A) 49 (2), 183-196.
- BROWER, L.P., P.B. Mc EVOY, K.L. WILLIAMSON, & M.A. FLANNERY (1972): Variation in cardiac glycoside content of Monarch butterflies from natural populations in Eastern North America. *Science* 177, 426-429.
- BROWER, L.P., F.H. POUGH, & H.R. MECK (1970): Theoretical investigations of automimicry. 1. Single trial learning. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 66, 1059.
- BROWER, L.P., W.A. RYERSON, L.L. COPPINGER, & S.C. GLAZIER (1968): Ecological chemistry and the palatability spectrum. *Science* 161, 1349-1351.
- BROWER, J.V.Z. (1958a): Experimental studies of mimicry in some North American butterflies. I. Danaus plexippus and Limenitis archippus archippus. *Evolution* 12, 32-47.
- BROWER, J.V.Z. (1958b): Experimental studies of mimicry in some North American butterflies. III. Danaus gilippus berenice and Limenitis archippus floridensis. *Evolution* 12, 273-285.
- BULL, L.B., C.C.J. CULVENOR, & A.T. DICK (1968): The Pyrrolizidine Alkaloids. North-Holland Publ. Co., Amsterdam.
- BURNS, J.M. (1966): Preferential mating versus mimicry. *Science* 153, 551-553.
- BUTENANDT, A., R. BECKMANN, D. STAMM & E. HECKER (1959): Über den Sexuallockstoff des Seidenspinners Bombyx mori. Reindarstellung und Konstitution. *Z. Naturforsch.* 14b, 283-284.

- BUTLER, C.G. (1967): Insect pheromones. Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc. 42, 42-87.
- CARCASSON, R.H. (1963): The milkweed butterflies of East Africa (Lepidoptera, Danaidae). J.E. Afr. Nat. Hist. Soc. 24, 19-32.
- CARPENTER, G.D.H. (1935): Courtship and allied problems in insects. Trans. Soc. Brit. Entomol. Vol. II, part 2, 115-135.
- CHAMPION, H.G. (1930): The protrusion of anal scent-brushes during flight by the male Euploea core L. Proc. Ent. Soc. Lond. 5, 14-15.
- CLEARWATER, J.R. (1972): Chemistry and function of a pheromone produced by the male of the Southern armyworm Pseudaletia separata. J. Insect Physiol. 18, 781-789.
- CLEARWATER, J.R. (1975a): Structure, development, and evolution of the male pheromone system in some Noctuidae (Lepidoptera). J. Morphol. 146, 129-176.
- CLEARWATER, J.R. (1975b): Pheromone metabolism in male Pseudaletia separata (Walk.) and Mamestra configurata (Walk.) (Lepidoptera; Noctuidae). Comp. Biochem. Physiol. 50B, 77-82.
- CORBET, S.A. & J. LAI-FOOK (1977): The hairpencils of the flour moth Ephestia kuehniella. J. Zool. Lond. 181, 377-394.
- CRANE, J. (1955): Imaginal behavior of a Trinidad butterfly, Heliconius erato hydara Hewitson, with special reference to the social use of color. Zoologica (N.Y.) 40, 167-195.
- CRONQUIST, A. (1968): The Evolution and Classification of Flowering Plants. Nelson, London.
- CULVENOR, C.C.J. & J.A. EDGAR (1972): Dihydropyrrolizine secretions associated with coremata of Utetheisa moths (family Arctiidae). Experientia 28, 627-628.
- CULVENOR, C.C.J. & L.W. Smith (1955). Aust. J. Chem. 8, 556.
- DAHM, K.H., D. MEYER, W.E. FINN, V. REINHOLD, & H. RÖLLER (1971): The olfactory and auditory mediated sex attraction in Achroia grisella (Fabr.). Experientia 58, 265-266.
- DALLA TORRE, K.W. von (1885): Die Duftapparate der Schmetterlinge. Kosmos Bd. II, 354-364, 410-423.
- DEINZER, M.L., P.A. THOMSON, D.M. BURGETT, & D.L. ISAACSON (1977): Pyrrolizidine alkaloids: their occurrence in honey from tansy ragwort (Senecio jacobae L.). Science 195, 497-499.
- DIERL, W. (1977): Bisher unbekanntes Duftstoffüberträgersystem bei Schmetterlingen. Naturw. Rdsch. 30, 264-265.
- DOWNEY, J.C. & A.C. ALLYN (1975): Wing-scale morphology and nomenclature. Bull. of the Allyn Mus., No. 31, 1-32. Sarasota Florida.
- DRUMMOND, B.A. (1976): Comparative ecology and mimetic relationships of ithomiine butterflies in Eastern Ecuador. University Microfilms Intern., Ann Arbor, Michigan, USA, and London.
- EDGAR, J.A. (1975): Danainae (Lep.) and 1,2-dehydropyrrolizidine alkaloid-containing plants - with reference to observations made in the New Hebrides. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B 272, 467-476.
- EDGAR, J.A. & C.C.J. CULVENOR (1974): Pyrrolizidine ester alkaloid in danaid butterflies. Nature 248, 614-616.
- EDGAR, J.A., P.A. COCKRUM, & J.L. FRAHN (1976b): Pyrrolizidine alkaloids in Danaus plexippus L. and Danaus chrysippus L. Experientia 32, 1535-1537.
- EDGAR, J.A., C.C.J. CULVENOR, & T.E. PLISKE (1974): Coevolution of danaid butterflies and their host plants. Nature 250, 646-648.
- EDGAR, J.A., C.C.J. CULVENOR, & T.E. PLISKE (1976a): Isolation of a lactone, structurally related to the esterifying acids of the pyrrolizidine alkaloids, from the costal fringes of male ithomiinae. J. chem. Ecol. 2, 263-270.

- EDGAR, J.A., C.C.J. CULVENOR, & G.S. ROBINSON (1973): Hairpencil dihydropyrrolizine derivatives of *Danainae* from the New Hebrides. *J. Aust. ent. Soc.* 12, 144-150.
- EDGAR, J.A., C.C.J. CULVENOR, & L.W. SMITH (1971): Dihydropyrrolizine derivatives in the 'hairpencil' secretions of danaid butterflies. *Experientia* 27, 761-762.
- EHRlich, P.R. & P.H. RAVEN (1964): Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution* 18, 586-608.
- EHRlich, P.R. & P.H. RAVEN (1967): Butterflies and plants. *Sci. Amer.* 216, 104-113.
- ELTRINGHAM, H. (1913): On the scent apparatus of the male of *Amauris niavius*. *Trans. Ent. Soc. Lond.* 1913, 399-406.
- ELTRINGHAM, H. (1915): Further observations on the structure of the scent organs in certain male danaine butterflies. *Trans. Ent. Soc. Lond.* 1915, Part I, 152-176.
- ELTRINGHAM, H. (1929): On the scent organs of *Opsiphanes cassiae lucullus* Fruhst. (Lepidoptera; Brassolidae). *Trans. Ent. Soc. Lond.* 77, 1-4.
- ELTRINGHAM, H. (1937): On some secondary sexual characters in the males of certain Indian moths. *Trans. R. Ent. Soc. Lond.* 86, 135-150.
- FISHER, R.A. & E.B. FORD (1928). *Trans. Ent. Soc. Lond.* 1928, 367-379.
- FREILING, H.H. (1909): Duftorgane der weiblichen Schmetterlinge nebst Beiträgen zur Kenntnis der Sinnesorgane auf den Schmetterlingsflügeln und der Duftpinsel von *Danais* und *Euploea*. *Z. wiss. Zool.* 92, 210-290.
- FYSON, D.R. (1930): Observations on the epigamic behaviour of the male danaine butterfly *Euploea core* L. in Madras. *Proc. Ent. Soc. Lond.* 5 (II), 48-49.
- GHIRADELLA, H. & W. RADIGAN (1976): Development of butterfly scales: II. Struts, lattices and surface tension. *J. Morph.* 150, 279-297.
- GILBERT, L.E. (1976): Postmating female odor in *Heliconius* butterflies: a male-contributed anti-aphrodisiac? *Science* 193, 419-420.
- GRANT, G.G. (1972): Scent apparatus of the male cabbage looper, *Tri-choplusia ni*. *Ann. Ent. Soc. Amer.* 64 (2), 347-352.
- GRANT, G.G. (1974): Male sex pheromone from the wing glands of the Indian meal moth, *Plodia interpunctella* (Hbn.) (Lepidoptera: Phycitidae). *Experientia* 30, 917-918.
- GRANT, G.G. (1976): Courtship behavior of a phycitid moth, *Vitula edmandsae*. *Ann. Ent. Soc. Amer.* 69 (3), 445-449.
- GRANT, G.G. (1978): Morphology of the presumed male pheromone glands on the forewings of tortricid and phycitid moths. *Ann. Ent. Soc. Amer.* 71 (3), 423-431.
- GRANT, G.G. & U.E. BRADY (1975): Courtship behavior of phycitid moths. I. Comparison of *Plodia interpunctella* and *Cadra cautella* and role of male scent glands. *Can. J. Zool.* 53, 813-826.
- GRANT, G.G. & J.L. EATON (1973): Scent brushes of the male tobacco hornworm *Manduca sexta* (Lepidoptera: Sphingidae). *Ann. Ent. Soc. Amer.* 66 (4), 901-904.
- GRANT, G.G., E.B. SMITHWICK, & E.U. BRADY (1975): Courtship behavior of phycitid moths. II. Behavioral and pheromonal isolation of *Plodia interpunctella* and *Cadra cautella* in the laboratory. *Can. J. Zool.* 53 (6), 827-832.
- HARDY, G.H. (1951): The courtship of *Euploea corinna* Mac Leay (Lep., Danaidae). *Ent. Mon. Mag.* 87, 8-9.

- HAYASHI, N., Y. KUWAHARA, & H. KOMAE (1978): The scent scale substances of male Pieris butterflies (Pieris melete and Pieris napi). Experientia **34**, 684-685.
- HENDRICKS, D.E. & T.N. SHAVER (1975): Tobacco budworm: male pheromone suppressed emission of sex pheromone by the female. Environm. Entom. **4** (4), 555-558.
- HIRAI, K. (1977): Observations on the function of male scent brushes and mating behavior in Leucania separata W. and Mamestra brassicae L. (Lepidoptera, Noctuidae). Appl. Ent. Zool. **12**, 347-351.
- HOPKINS, G.H.E. & P.A. BUXTON (1927): Euploea ssp. frequenting dead twigs of Tournefortia argentea in Samoa and Tonga. Proc. Ent. Soc. Lond. **1**, 35-37.
- ILLIG, K.G. (1902): Duftorgane der männlichen Schmetterlinge. Zoologica (Stuttgart) **38**, 1-34.
- JACOBSON, M. (1972): Insect Sex Pheromones. Academic Press, New York, London.
- JACOBSON, M., V.E. ADLER, A.N. KISHABA & E. PRIESNER (1976): 2-Phenylethanol, a presumed sexual stimulant produced by the male cabbage looper moth, Trichoplusia ni. Experientia **32**, 964-966.
- KARLSON, P. & M. LÜSCHER (1959): "Pheromone", ein Nomenklaturvorschlag für eine Wirkstoffklasse. Naturwiss. **46**, 63-64.
- KARLSON, P. & D. SCHNEIDER (1973): Sexualpheromone der Schmetterlinge als Modelle chemischer Kommunikation. Naturwiss. **60**, 113-121.
- KÖHLER, F. (1900): Die Duftschuppen der Gattung Lycaena, auf ihre Phylogenie hin untersucht. Zool. Jb. Abt. f. System. **XIII**, 105-124.
- KUBITZKI, K. (Ed.) (1977): Flowering Plants. Evolution and Classification of Higher Categories. Springer Verlag, Wien, New York.
- KÜHN, A. (1946): Konstruktionsprinzipien von Schmetterlingsschuppen nach elektronenmikroskopischen Aufnahmen. Z. Naturforschg. **1**, 348-351.
- KÜHN, A. & M. AN (1946): Elektronenoptische Untersuchungen über den Bau von Schmetterlingsschuppen. Biol. Zbl. **65**, 30-40.
- LATTER, O.H. & H. ELTRINGHAM (1935): The epigamic behaviour of Euploea (Crastia) core asela (Moore) (Lepidoptera, Danaidae) with a description of the structure of the scent organs. Proc. R. Soc. Lond. Ser. B. No. **806**, 117, 470-482.
- LEYRER, R.L. & R.E. MONROE (1973): Isolation and identification of the scent of a moth, Galleria mellonella, and a revaluation of its sex pheromone. J. Insect Physiol. **19**, 2267-2271.
- LONGSTAFF, G.B. (1912): Butterfly Hunting in Many Lands. Longmans, Green & Co., London.
- LUNDGREN, L. & G. BERGSTRÖM (1975): Wing scents and scent-released phases in the courtship behavior of Lycaeides argyrognomon (Lepidoptera, Lycaenidae). J. Chem. Ecol. **1**, 399-412.
- MAGNUS, D.B.E. (1950): Beobachtungen zur Balz und Eiablage des Kaisermantels, Argynnis paphia L. (Lep., Nymphalidae). Z. Tierpsychol. **7**, 435-449.
- MAGNUS, D.B.E. (1958): Experimentelle Untersuchungen zur Bionomie und Ethologie des Kaisermantels Argynnis paphia L. Z. Tierpsychol. **15**, 397-426.
- MAGNUS, D.B.E. (1963): Sex limited mimicry II - Visual selection in the mate choice of butterflies. In: Proc. Intern. Congr. Zool. **16th**, Washington (L.P. BROWER, ed.), 179-183.
- MARSH, N.A., C.A. CLARKE, M. ROTHSCHILD, & D.N. KELLETT (1977): Hypolimnas bolina (L.), a mimic of danaid butterflies, and its model Euploea core (Cram.) store cardioactive substances. Nature **268**, 726-728.

- MATTOCKS, A.R. (1973): Mechanisms of pyrrolizidine alkaloid toxicity. In: Pharmacology and the Future of Man. Proc. 5th Int. Congr. Pharmacology, San Francisco, 1972, Vol. 2, pp. 114-123. Karger, Basel.
- MC LEAN, E.K. (1970): The toxic actions of pyrrolizidine (Senecio) alkaloids. Pharmacol. Rev. 22, 429-483.
- MEINWALD, J. & Y.C. MEINWALD (1966): Structure and synthesis of the major components in the hairpencil secretion of a male butterfly, Lycorea ceres ceres (Cramer). J. Am. Chem. Soc. 88, 1305-1310.
- MEINWALD, J., C.J. BORIACK, D. SCHNEIDER, M. BOPPRE, W.F. WOOD, & T. EISNER (1974): Volatile ketones in the hairpencil secretion of danaid butterflies (Amauris and Danaus). Experientia 30, 721-722.
- MEINWALD, J., A.M. CHALMERS, T.E. PLISKE, & T. EISNER (1969b): Identification and synthesis of trans,trans-3,7-dimethyl-2,6-decadien-1,10-dioic acid, a component of the pheromonal secretion of the male Monarch butterfly. Chem. Commun. 1969, 86-87.
- MEINWALD, J., Y.C. MEINWALD, & P.H. MAZZOCCHI (1969a): Sex pheromone of the Queen butterfly: chemistry. Science 164, 1174-1175.
- MEINWALD, J., Y.C. MEINWALD, J.H. WHEELER, T. EISNER, & L.P. BROWER (1966): Major components in the exocrine secretion of a male butterfly (Lycorea). Science 151, 583-585.
- MEINWALD, J., W.R. THOMPSON, T. EISNER, & D.F. OWEN (1971): Pheromones. VII. African Monarch: major components of the hairpencil secretion. Tetrahedron Lett. 3485-3488.
- MORRELL, R. (1955): Heliotropium indicum L. as an insect attractant in Malaya. Malayan Nature J. 10, 69-74.
- MÜLLER, F. (1877a): Über Haarpinsel, Filzflecke und ähnliche Gebilde auf den Flügeln männlicher Schmetterlinge. Jenaische Z. f. Naturwiss. 5 (11), 99-114.
- MÜLLER, F. (1877b): On the sexual spots of the males of Danaus erippus and D. gilippus. Arch. do Mus. Nacion. do Rio de Janeiro Vol. II, 25-29.
- MÜLLER, F. (1878): A prega costal des Hesperideas. Arch. do Mus. Nacion. do Rio de Janeiro. Vol. III, 41-50.
- MUROYA, J., A.A. SHIGERA, K. KUBO, K. MAEDA, H. ASHIZAWA, & K. OHTSUKA (1967): A miscellaneous notes on early stages of twenty-eight species of Formosan butterflies. Spec. Bull. Lepidopt. Soc. Japan 3, 117-131.
- MYERS, J. (1972): Pheromones and courtship behavior in butterflies. Am. Zoologist 12, 545-551.
- MYERS, J. & L.P. BROWER (1969): A behavioral analysis of the courtship pheromone receptors of the Queen butterfly, Danaus gilippus berenice. J. Insect Physiol. 15, 2117-2130.
- PARSONS, J. (1965): A digitalis-like toxin in the Monarch butterfly Danaus plexippus L. J. Physiol. (Lond.) 178, 290-304.
- PETERS, W. (1952): A Provisional Check-List of the Butterflies of the Ethiopian Region. Classey, Middlesex.
- PETTY, R.L., M. BOPPRE, D. SCHNEIDER, & J. MEINWALD (1977): Identification and localization of volatile hairpencil components in male Amauris ochlea butterflies (Danaiidae). Experientia 33, 1324-1326.
- PLISKE, T.E. (1968): Chemical communication in the courtship of the Queen butterfly. PH.D. Thesis, Cornell University, Ithaca, N.Y.

- PLISKE, T.E. (1975a): Courtship behavior and use of chemical communication by males of certain species of ithomiine butterflies (Nymphalidae: Lepidoptera). *Ann. Ent. Soc. Amer.* 68, 935-942.
- PLISKE, T.E. (1975b): Attraction of Lepidoptera to plants containing pyrrolizidine alkaloids. *Environm. Entomol.* 4, 455-473.
- PLISKE, T.E. (1975c): Pollination of pyrrolizidine alkaloid-containing plants by male Lepidoptera. *Environm. Entomol.* 4, 474-479.
- PLISKE, T.E. (1975d): Courtship behavior of the Monarch butterfly, Danaus plexippus L. (Lepidoptera: Nymphalidae). *Ann. Ent. Soc. Amer.* 68, 143-151.
- PLISKE, T.E. & T. EISNER (1969): Sex pheromone of the Queen butterfly: biology. *Science* 164, 1170-1172.
- PLISKE, T.E. & M.M. SALPETER (1971): The structure and development of hairpencil glands in males of the Queen butterfly, Danaus gilippus berenice. *J. Morph.* 134, 215-242.
- PRIESNER, E. (1973): Artspezifität und Funktion einiger Insektenpheromone. *Fortschr. Zool.* 22 (1), 49-135.
- REICHSTEIN, T. (1967): Cardenolide (herzwirksame Glykoside) als Abwehrstoffe bei Insekten. *Naturw. Rdsch.* 20, 499-511.
- REICHSTEIN, T., J.VON EUW, J.A. PARSONS, & M. ROTHSCCHILD (1968): Heart poisons in the Monarch butterfly. *Science* 161, 861-866.
- RETTENMEYER, C.W. (1970): Insect mimicry. *Ann. Rev. Entomol.* 15, 43-74.
- RÖLLER, H., K. BIEMANN, J.S. BJERKE, D.W. NORGARD, & W.H. SHAN (1968): Sex pheromones of pyralid moths. I. Isolation and identification of the sex-attractant of Galleria mellonella L. (Greater wax-moth). *Acta ent. bohemoslov.* 65, 208-211.
- ROESKE, C.N., J.N. SEIBER, L.P. BROWER, & C.M. MOFFITT (1976): Milkweed cardenolides and their comparative processing by Monarch butterflies (Danaus plexippus L.). *Recent Adv. Phytochem.* 10, 93-167.
- ROMEIS, B. (1948): *Mikroskopische Technik*. R. Oldenbourg Vlg., München.
- ROTHSCCHILD, M. (1972a): Some observations on the relationship between plants, toxic insects, and birds. In: *Phytochemical Ecology* (J.B. HARBORNE, ed.). Academic Press.
- ROTHSCCHILD, M. (1972b): Secondary plant substances and warning coloration in insects. *Symp. R. ent. Soc. Lond.* 6.
- ROTHSCCHILD, M. & R.T. APLIN (1971): Toxins in tiger moths (Arctiidae: Lepidoptera). In: *Pesticide Chemistry III* (A.S. TAHORI, ed.). Gordon & Breach, London.
- ROTHSCCHILD, M. & N. MARSH (1978): Some peculiar aspects of danaid/plant relationships. *Ent. exp. & appl.* 24, 637-650.
- ROTHSCCHILD, M. & T. REICHSTEIN (1976): Some problems associated with the storage of cardiac glycosides in insects. *Nova Acta Leopoldina*, Suppl. 7, 507-550.
- ROTHSCCHILD, M., T. REICHSTEIN, R. APLIN, & R.R.M. HARMANN (1970): Toxic Lepidoptera. *Toxicon* 8, 293-299.
- ROTHSCCHILD, M., J. VON EUW, & T. REICHSTEIN (1973): Cardiac glycosides (heart poisons) in the polkadot moth Synthomeida epilais Walk. (Ctenuchiidae; Lepidoptera) with some observations on the toxic qualities of Amata (=Synthomis) phegera (L.). *Proc. R. Soc. Lond. B.* 183, 227-247.
- ROTHSCCHILD, M., J. VON EUW, T. REICHSTEIN, D.A.S. SMITH, & J. PIERRE (1975): Cardenolide storage in Danaus chrysippus (L.) with additional notes on D. plexippus (L.). *Proc. R. Soc. Lond. B.* 190, 1-31.

- RUTOWSKI, R.L. (1977a): The use of visual cues in sexual and species discrimination by males of the small sulphur butterfly Eurema lisa (Lepidoptera, Pieridae) J. comp. Physiol. 115, 61-74.
- RUTOWSKI, R.L. (1977b): Chemical communication in the courtship of the small sulphur butterfly, Eurema lisa (Lepidoptera, Pieridae). J. comp. Physiol. 115, 75-85.
- SCHNEIDER, D. (1975): Pheromone communication in moths and butterflies. Adv. Behav. Biol. 15, 173-193.
- SCHNEIDER, D. (1979): Pheromone von Insekten: Produktion - Rezeption - Inaktivierung. Nova Acta Leopoldina, im Druck.
- SCHNEIDER, D., M. BOPPRÉ, H. SCHNEIDER, W.R. THOMPSON, C.J. BORIACK, R.L. PETTY, and J. MEINWALD (1975): A pheromone precursor and its uptake in male Danaus butterflies. J. comp. Physiol. 97, 245-256.
- SCHOENTAL, R. (1968): Toxicology and carcinogenic action of pyrrolizidine alkaloids. Cancer Res. 28, 2237-2246.
- SCOTT, J.A. (1968): Hilltopping as a mating mechanism to aid the survival of low density species. J. Res. Lep. 7 (4), 191-204.
- SCOTT, J.A. (1973): Mating of butterflies. J. Res. Lep. 11 (2), 99-127.
- SCOTT, J.A. (1974): Mate-locating behavior of butterflies. Amer. Mid. Natur. 91 (1), 103-117.
- SEIBT, U., D. SCHNEIDER, & T. EISNER (1972): Duftpinsel, Flügelta-schen und Balz des Tagfalters Danaus chrysippus (Lepidoptera: Danaidae). Z. Tierpsychol. 31, 513-530.
- SELLIER, R. (1971): Étude morphologique en microscopie électronique à balayage de quelques types d'androconies alaires chez les Lépidoptères diurnes. C.R. Acad. Sc. Paris 273, 2550-2553.
- SELLIER, R. (1972): Étude ultrastructurale en microscopie électronique à balayage et essai d'interprétation du mode du fonctionnement des poils androconiaux alaires chez les HesperIIDae (Lepidoptera, Rhopalocera). C.R. Acad. Sc. Paris 275, 2239-2242.
- SELLIER, R. (1973): Recherches en microscopie électronique par balayage, sur l'ultrastructure de l'appareil androconial alaire dans le genre Argynnis et dans les genres voisins. Ann. Soc. ent. Fr. (N.S.) 9 (3), 703-728.
- SEVASTOPULO, D.G. (1944): Note on the courtship of Euploea core core Cr. (Lep. Danaidae). Proc. R. Ent. Soc. Lond. (A), 19, 138.
- SEVASTOPULO, D.G. (1969): Collecting Ithomiidae with Héliotrope. Entomologist's Record 81, 251.
- SIELDS, O. (1968): Hilltopping: an ecological study of summit congregation behavior of butterflies on a southern California hill. J. Res. Lepid. 6, 69-178.
- SHOREY, H.H. (1973): Behavioral responses to insect pheromones. Ann. Rev. Ent. 18, 349-380.
- SHOREY, H.H. (1976): Animal Communication by Pheromones. Academic Press Inc., New York.
- SILBERGLIED, R.E. (1977): Communication in the Lepidoptera. In: How Animals Communicate (T.A. SEBEOK, ed.). Indiana University Press.
- SILBERGLIED, R.E. & O.R. TAYLOR Jr. (1978): Ultraviolet reflection and its behavioral role in the courtship of the sulfur butterflies Colias eurytheme and C. philodice (Lepidoptera, Pieridae). Behav. Ecol. Sociobiol. 3, 203-243.

- SILVERSTEIN, R.M. & J.C. YOUNG (1976): Insects generally use multicomponent pheromones. In: Pest Management with Insect Sex Attractants (M. BEROZA, ed.). American Chemical Society.
- STOBBE, R.H. (1912): Die abdominalen Duftorgane der männlichen Sphingiden und Noctuiden. Zool. Jb. 32, 493-532.
- STRIDE, G.O. (1956): On the courtship behaviour of Hypolimnas misippus L. (Lepidoptera, Nymphalidae) with notes on the mimetic associations with Danaus chrysippus L. Brit. J. Anim. Behav. 4, 52-68.
- STRIDE, G.O. (1957): Investigations into the courtship behaviour of the male of Hypolimnas misippus L. (Lepidoptera, Nymphalidae), with special reference to the role of visual stimuli. Brit. J. Anim. Behav. 5, 155-167.
- STRIDE, G.O. (1958): Further studies on the courtship behaviour of African mimetic butterflies. Anim. Behav. 6, 224-230.
- SWYNNERTON, C.F.M. (1915): Birds in relation to their prey: experiments on wood-hoopoes, small hornbills, and a babbler. J. S. Afr. Ornith. Union 11, 32.
- TAKTHAJAN, A. (1969): Flowering Plants. Origin and Dispersal. Oliver & Boyd, Edinburgh.
- TALBOT, G. (1940): Revisional notes on the genus Amauris Hübner (Lep.). Trans. R. Ent. Soc. Lond. 90, 319-336.
- TAYLOR, O.R. Jr. (1973): Reproductive isolation in Colias eurytheme and C. philodice (Lepidoptera: Pieridae): Use of olfaction in mate selection. Ann. Ent. Soc. Am. 66 (3), 621-626.
- TEMPLE, V. (1953): Some notes on the courtship of butterflies in Britain. Entom. Gazette 4, 141-161.
- TINBERGEN, N., B.J.D. MEEUSE, L.K. BOEREMA, & W.W. VARUSSIEAU (1942): Die Balz des Samtfalters, Eumenis (= Satyrus) semele (L). Z. Tierpsychol. 5, 182-226.
- TREUSCH, H.W. (1967): Bisher unbekanntes gezieltes Duftanbieten paarungsbereiter Argynnis paphia Weibchen. Naturwiss. 54, 592.
- TURNER, J.R.G. (1978): Butterfly mimicry: the genetical evolution of an adaptation. In: Evolutionary Biology (M.K. HECHT, W.C. STEERE, & B. WALLACE, eds.) Vol. 10, 163-205. Plenum Publ. Co.
- VANE-WRIGHT, R.I. (1972): Precourtship activity and a new scent organ in butterflies. Nature 239, 338-339.
- VARLEY, G.C. (1962): A plea for a new look at Lepidoptera with special reference to the scent distributing organs of male moths. Trans. Soc. Brit. Entom. 15, 29-40.
- WASSERTHAL, L.T. & W. WASSERTHAL (1977): Ultrastructure of a scent scale organ with pressure discharge in male Caligo eurilochus brasiliensis (Fldr.) (Lepidoptera, Brassolidae). Cell Tiss. Res. 177, 87-103.
- WICKLER, W. (1965): Mimicry and the evolution of animal communication. Nature 208, 519-521.
- WICKLER, W. (1973): Mimikry - Nachahmung und Täuschung in der Natur. Fischer Verlag, Frankfurt/Main.

7. LISTE EIGENER VERÖFFENTLICHUNGEN

(= Liste der Anlagen)

1. MEINWALD, J., C.J. BORIACK, D. SCHNEIDER, M. BOPPRÉ, W.F. WOOD, and T. EISNER: Volatile ketones in the hairpencil secretion of danaid butterflies (Amauris and Danaus). Experientia 30, 721 - 722, 1974.
2. SCHNEIDER, D., M. BOPPRÉ, H. SCHNEIDER, W.R. THOMPSON, C.J. BORIACK, R.L. PETTY, and J. MEINWALD: A pheromone precursor and its uptake in male Danaus butterflies. J. comp. Physiol. 97, 245 - 256, 1975.
3. BOPPRÉ, M.: Pheromon-Transfer-Partikel auf einem Duftpinselhaar eines Monarchfalters (Danaus formosa). Naturwiss. Rdsch. 29 (9) Umschlagphoto, 1976.
4. BOPPRÉ, M. and K. FECHER: Structural complexity of scent organs of male danaid butterflies. Scanning Electron Microscopy, Vol. II, 639 - 644, IIT Res. Inst., Chicago, IL, USA, 1977.
5. PETTY, R.L., M. BOPPRÉ, D. SCHNEIDER, and J. MEINWALD: Identification and localization of volatile hairpencil components in male Amauris ochlea butterflies (Danaidae). Experientia 33, 1324 - 1326, 1977.
6. BOPPRÉ, M.: Pheromonbiologie am Beispiel der Monarchfalter (Danaidae). Biologie in unserer Zeit 7 (6), 161 - 169, 1977.
7. BOPPRÉ, M.: Das Experiment: Sexuallockstoff beim Seidenspinner. Biologie in unserer Zeit 8 (4), 120 - 124, 1978.
8. BOPPRÉ, M., R.L. PETTY, D. SCHNEIDER, and J. MEINWALD: Behaviorally mediated contacts between scent organs: another prerequisite for pheromone production in Danaus chrysippus males (Lepidoptera). J. comp. Physiol. 126, 97 - 103, 1978.
9. BOPPRÉ, M.: Chemical communication, plant relationships, and mimicry in the evolution of danaid butterflies. Ent. exp. & appl. 24, 264 - 277, 1978.
- 9a. BOPPRÉ, M.: Lepidoptera and withered plants. Antenna 3, 1979 (im Druck).

Lebenslauf

3. Dez. 1950 geboren in Offenbach/Main
- April 1957 Einschulung in die Beethoven-Schule (Volksschule),
Offenbach/Main
- April 1961 Schulwechsel in Rudolf-Koch-Schule (Gymnasium),
Offenbach/Main
- Februar 1970 Beginn des Biologiestudiums (Studienziel: Diplom)
an der Philipps-Universität, Marburg/Lahn
- April 1972 Diplom-Vorprüfung an der Philipps-Universität, Marburg
- April 1976 Diplom-Hauptprüfung an der Philipps-Universität,
Marburg/Lahn
- Oktober 1977 Immatrikulation an der Ludwig-Maximilians-Universität,
München (Studienziel: Promotion)

